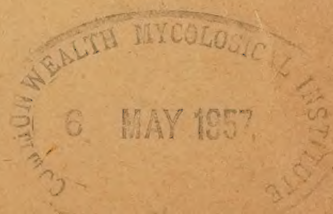
Vol. XXVI Nr 1 1957

ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

Organ Polskiego Towarzystwa Botanicznego
Publication de la Société Botanique de Pologne



WARSZAWA 1957



TREŚĆ — SOMMAIRE

VOL. XXVI. Nr 1

ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

Organ Polskiego Towarzystwa Botanicznego
Publication de la Société Botanique de Pologne

Vol. XXVI Nr 1



WARSZAWA 1957

RADA REDAKCYJNA — CONSEIL DE RÉDACTION

B. HRYNIEWIECKI (WARSZAWA), ST. KULCZYŃSKI (WROCŁAW),
B. NIKLEWSKI (POZNAŃ), FR. X. SKUPIEŃSKI (ŁÓDŹ),
W. SZAFER (KRAKÓW), P. WIŚNIEWSKI (LUBLIN),
J. ZABŁOCKI (TORUŃ).

KOMITET REDAKCYJNY — COMITÉ DE RÉDACTION

K. BASSALIK (WARSZAWA), W. GAJEWSKI (WARSZAWA),
A. GAJEWSKA (WARSZAWA)

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE
Warszawa 1, Krakowskie Przedmieście 79.

Nakład 808 + 94	*Oddano do składu 12.X.1956*
Ark. wyd. 19,5, druk. 16,125	*Podpisano do druku 12.III.1957*
Papier ilustr. III kl. 80 g 70×100/16	*Druk ukończono w marcu 1957*
Cena zł 35.—	*Zam. 392 B-74*

Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa, Śniadeckich 8

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Pochodzenie okrytonasiennych*

On the origin of angiosperms

A. L. TACHTADŻJAN

Wśród wielu nie rozstrzygniętych jeszcze zagadnień filogenii świata roślinnego zagadnienie pochodzenia i ewolucji okrytonasiennych jest najbardziej niepokojące, najbardziej skomplikowane i najtrudniejsze. Na przestrzeni przeszło stu lat problem okrytonasiennych przyciąga uwagę paleobotaników, fitogeografów, morfologów i systematyków. Zainteresowanie okrytonasiennymi, i to zainteresowanie stale wzrastające, jest zupełnie zrozumiałe. Przecież klasa okrytonasiennych jest najobszerniejszą i najważniejszą grupą roślin dla człowieka.

Ewolucja ssaków, a więc i człowieka, jest ściśle związana z pochodzeniem i ewolucją okrytonasiennych. Z ewolucją okrytonasiennych wiąże się ściśle także ewolucja większości grup owadów i licznych grup ptaków. Mimo to jednak współczesna nauka daleka jest jeszcze od pełnego poznania odwiecznej tajemnicy okrytonasiennych i nie rozwiązała wszystkich podstawowych zagadnień, związanych z ich pochodzeniem i ewolucją. Dlatego w dzisiejszym moim wykładzie podam, obok faktów i uogólnień ściśle stwierdzonych przez naukę, również sporo hipotez, będących raczej odbiciem osobistych poglądów autora.

Nie mam dziś niestety możliwości rozpatrzenia problemu pochodzenia okrytonasiennych w całej pełni. Dlatego zatrzymam się tylko na kilku zagadnieniach związanych z tym problemem. Zagadnienia te co prawda należą do najważniejszych.

Przy różnorodnych próbach rozstrzygnięcia zagadnień, dotyczących czasu i miejsca pojawienia się okrytonasiennych, ich przodków oraz tych warunków, w jakich one powstały, myśl badacza kieruje się przede wszystkim do danych paleobotaniki, do kronik geologicznych. Jednak dane te są tak nieliczne, przypadkowe i często niewiarygodne, że — niestety — sprawiają nam zawód.

---

* Referat wygłoszony dn. 6 czerwca 1956 r. na XXIX Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Zakopanem.

Najdawniejsze ślady okrytonasiennych zostały wykryte w dolnej jurze (liasie) Niemiec (O. K ü h n, 1955). Niestety, był to tylko jeden odcisk prostego liścia o pierzastym unerwieniu, typu dwuliściennych, o którego systematycznej przynależności dotąd jeszcze nic zupełnie pewnego powiedzieć nie można. Lecz w węglu z okresu jurajskiego w Szkocji (S i m p s o n, 1937) oraz w dolnojurajskich pokładach w północno-zachodniej Skanii w Szwecji (E r d t m a n, 1948) i w Niemieckiej Republice Demokratycznej (K r u t z s c h, 1955) zostały znalezione niewątpliwe mikrospory okrytonasiennych, i to dwóch typów: jednobruzdowe i trzybruzdowe. W okresie dolnej kredy ilość okrytonasiennych stopniowo zwiększa się. Wprawdzie dla neokomu w dalszym ciągu nie znamy jeszcze absolutnie wiarogodnych odcisków liści okrytonasiennych, lecz analiza pyłkowa wskazuje na ich niewątpliwe istnienie. Zaś dla drugiej połowy dolnej kredy (apt i alb) znane są już niewątpliwe odciski liści i szczątki drewna dwuliściennych. Dla albu posiadamy już znacznie większą liczbę znalezisk liści okrytonasiennych i to z najróżniejszych terenów północnej półkuli. Jednak do końca okresu dolnej kredy okrytonasienne pojawiają się jeszcze dość rzadko i w porównaniu do nagonasiennych i paprotników wszędzie są w mniejszości. Tłumaczy się to prawdopodobnie nie tylko tym, że nie odgrywały one wówczas jeszcze znaczniejszej roli w świecie roślinnym, lecz także i warunkami ich bytowania. Dolnokredowe i jurajskie okrytonasienne rosły prawdopodobnie przeważnie w górach, gdzie warunki dla ich fossylizacji były najmniej sprzyjające. Jak wiadomo, opadłe liście roślin górskich zacierają się i niszczą przy przenoszeniu i normalnie nie dosięgają terenów akumulacji, wówczas gdy liście roślin nizinnych i przybrzeżnych znajdują się w znacznie bardziej sprzyjających warunkach dla przechowania w stanie skamieliny. I tym właśnie tłumaczy się, jak sądzi W. A. W a c h r a m i e j e w (1952), wcześniejsze ukazanie się w osadach mikrospor i drewna okrytonasiennych aniżeli ich liści. W szacie roślinnej okrytonasienne spełniały drugorzędną rolę tylko do końca pierwszej połowy okresu kredowego. W połowie zaś tego okresu, tj. około 100 milionów lat temu, następuje jedna z najbardziej gwałtownych zmian w składzie roślinności kuli ziemskiej i okrytonasienne pojawiają się od razu w bardzo dużej liczbie form, rozpowszechniając się po całej ziemi z dużą szybkością. Przy tym wszystkie znane nam kredowe okrytonasienne należą do istniejących obecnie rodzin i nawet do współczesnych rodzajów, przynajmniej w większości przypadków, przedstawiając zarówno formy prymitywne (*Magnoliaceae, Lauraceae* i bliskie im rodziny, rodzaj *Nelumbo* i inne), jak i znacznie dalej posunięte w rozwoju (*Fagaceae, Moraceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Juglandaceae* i in.). Oczywiste jest, że okrytonasienne przeszły przedtem bardzo długą drogę rozwoju i zdążyły w tym czasie zróżnicować się na

mnóstwo rodzin. Jednak do cenomanu odgrywały one tylko podrzędną rolę, występowały tylko w nielicznych populacjach i reprezentowane były stosunkowo niewielką liczbą osobników. W środku zaś okresu kredowego rozpowszechniają się z wyjątkową szybkością i w stosunkowo krótkim czasie zajmują znaczne przestrzenie. W okresie cenomanu osiągają rozkwit, o czym świadczy cenomańska flora Portugalii, Francji, Czechosłowacji, Egiptu, różnych okręgów ZSRR, Północnej Ameryki a także prawdopodobnie Grenlandii.

Szybkie i masowe rozpowszechnienie się okrytonasiennych stało się jednym z najważniejszych momentów w historii rozwoju świata organicznego na ziemi. Zaznaczało ono nowy, przełomowy moment w historii całego życia na lądzie i miało decydujące znaczenie dla dalszych losów świata zwierzęcego, a szczególnie owadów, ptaków i ssaków. Toteż środek okresu kredowego jest początkiem nowej ery w historii życia na ziemi.

Do czasu swojej zwycięskiej ekspansji okrytonasienne rozwijały się i osiągnęły dość wysoką organizację, prawdopodobnie w jakimś izolowanym górskim terenie, skąd — dzięki zaszłym w tym czasie przemianom fizyko-geograficznym — udało im się wydostać i szybko rozpowszechnić się na lądzie. Zasadniczym warunkiem szybkiego rozpowszechnienia się okrytonasiennych była prawdopodobnie ich wysoka ewolucyjna plastyczność, ujawniająca się w niezwykłej różnorodności form. Plastyczność ta była uwarunkowana takimi postępującymi przystosowaniami, jak powstanie naczyń i rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi, bardziej doskonała niż u nagonasiennych blaszka liściowa, podniesienie wydajności fotosyntezy, pojawienie się zamkniętych megasporofili-owocolistków, entomofilia, podwójne zapłodnienie i in. Osiągnąwszy w górach wysoki poziom organizacji i dużą różnorodność form, łatwo stały się one zdobywcami obszernych przestrzeni równinnych.

Szczególne i prawdopodobnie decydujące znaczenie dla powstania i szybkiego rozwoju okrytonasiennych miały te złożone wzajemne stosunki z przedstawicielami świata zwierzęcego, jakich nie obserwujemy u współczesnych nagonasiennych lub obserwujemy je w bardzo słabo wyrażonej formie, jak u *Welwitschia*. Jestem głęboko przekonany, że okrytonasienne już od samego początku swego rozwoju były ściśle związane z owadami i były niewątpliwie rezultatem entomofilii. W literaturze myśl tę wysuwali już paleobotanicy: G. S a p o r t a (1877), D. S c o t t (1911) i inni, nie rozwijano jej jednak dalej, a nawet często odrzucano ją. Tymczasem jednak liczne badania, zarówno biologii zapylania, jak i morfologii kwiatów, pozwalają rozwinąć tę myśl szerzej i wyciągnąć z niej szereg podstawowych wniosków dla ewolucji okrytonasiennych.

Jak wiadomo, najbardziej prymitywne typy kwiatów cechuje entomofilia. Stąd można wysnuć wniosek, że kwiat okrytonasiennych powstał w procesie ewolucji z zapylanego przez owady strobilu, tym bardziej że wśród wymarłych nagonasiennych znane są bezsprzeczne przykłady entomofilii (bennetyty). W przeobrażeniu strobilu nagonasiennych w kwiat okrytonasiennych decydującą rolę musiały wykonać owady zapylające. Chrząszcze lub jakieś inne niższe owady zapylające strobilus przodków okrytonasiennych nęciła obfitość mikrospor, służących im za pożywienie; jednocześnie znajdowały tam schronienie. W ten sposób przyczyniały się one do krzyżowego zapylania. Lecz jednocześnie zjadały zalążki wyrządzając tym poważną szkodę roślinie. Dlatego jest rzeczą naturalną, że takie prymitywne zapylanie przez owady musiało doprowadzić do ochrony zalążków. U bennetytów zalążki były przykryte specjalnymi łuskami międzynasiennymi, które jednak nie mogły dostatecznie skutecznie chronić ich przed owadami zapylającymi w późniejszych epokach, co prawdopodobnie doprowadziło je do wymarcia w okresie kredowym. Znacznie lepszy model przystosowania chroniącego zalążki wytworzył się u okrytonasiennych. W zamkniętych megasporofilach-owocolistkach okrytonasiennych młode i soczyste zalążki znalazły dobrą ochronę nie tylko przed chrząszczami, lecz i przed owadami ssącymi późniejszych epok, jak również i przed posuchą (w pustynnym klimacie). Wewnątrz zamkniętej komory owocolistka zalążki znajdują pewniejszą ochronę niż u nagonasiennych i dlatego też nie mają potrzeby wytwarzania takich specjalnych ochronnych przystosowań, jak zgrubienie osłonki (integumentum), wytworzenie sklerotesty itp. W tych warunkach zalążki okrytonasiennych zmniejszają się i gametofity ich ulegają redukcji, dzięki czemu zalążki uzyskują możliwość znacznie szybszego rozwoju. Było to dużym postępem, zapewniającym okrytonasiennym możliwość maksymalnej oszczędności materiału na budowę zalążka i żeńskiego gametofitu oraz udoskonalenia procesu zapłodnienia.

Powstanie owocolistków nie tylko zapewnia ochronę zalążków przed owadami zapylającymi i przed niesprzyjającymi wpływami otoczenia, ale doprowadza także do wytworzenia specjalnej powierzchni znamienia, którego dalsza specjalizacja miała ogromne znaczenie w procesie ewolucji mechanizmu zapylania. Powstanie owocolistków dało także możliwość udoskonalenia słupkowia jako całości. W ten sposób powstanie owocolistków doprowadziło z kolei do udoskonalenia krzyżowego zapylania, co dało najdawniejszym okrytonasiennym znaczną przewagę nad zapylanymi przez wiatr nagonasiennymi i nawet nad bennetytami z ich niedoskonałą jeszcze entomofilią.

Początkowo stopień rozwoju mechanizmu krzyżowego zapylania był ograniczony przez prymitywizm samych owadów zapylających. Tak

chrząszcze, jak i inne możliwe pierwotne owady zapylające nie miały jeszcze specjalnego strukturalnego i funkcjonalnego przystosowania do zapylania kwiatów. Ale już w pierwszej połowie okresu kredowego mechanizm krzyżowego zapylania osiąga wyższy stopień rozwoju. Chrząszcze jako owady zapylające schodzą na drugi plan, a główną rolę zaczynają spełniać specjalnie przystosowane do zapylania owady błonkoskrzydłe i łuskoskrzydłe, szczególnie zaś owady o długich trąbkach. Ta zmiana owadów zapylających miała doniosłe następstwa i odbiła się na dalszych losach okrytonasiennych. Powstanie wyspecjalizowanych owadów zapylających doprowadziło do bardzo ważnego postępu w krzyżowym zapylaniu: do zwiększenia stałości w odwiedzaniu kwiatów. K. Darwin, który — jak wiadomo — specjalnie zajmował się zagadnieniem krzyżowego zapylania, twierdził, że wszystkie gatunki pszczół i niektóre inne owady odwiedzają, dopóki mogą, kwiaty tego samego gatunku i dopiero potem przelatują na kwiaty innego gatunku. ,,To, że owady odwiedzają kwiaty tego samego gatunku tak długo, dopóki mogą, ma duże znaczenie dla rośliny, ponieważ sprzyja to krzyżowanemu zapylaniu osobników tego samego gatunku" — pisze Darwin (1876). Mniej lub więcej zaznaczoną stałość w odwiedzaniu jednego i tego samego gatunku rośliny przy każdym wylocie owada spotykamy już u niektórych chrząszczy, lecz u błonkoskrzydłych i u łuskoskrzydłych osiąga ona swój szczytowy rozwój. Rozwój tej stałości w odwiedzaniu wymagał wysokiej specjalizacji budowy owadów i wyższego stopnia rozwoju mechanizmu ich nerwowej sygnalizacji. Wymagało to nie tylko dalszego rozwoju i udoskonalenia ich instynktów, lecz także i rozwoju bardziej plastycznego mechanizmu sygnalizacji odruchowej na odległość. Te bardziej rozwinięte owady zapylające wyróżniały się bardziej udoskonalonymi mechanizmami tymczasowej łączności, większą zdolnością do wytwarzania nowych odruchów łączności z otoczeniem a w szczególności z kwiatami. Jednocześnie rozwój stałości w odwiedzaniu kwiatów przez owady wymagał większej specjalizacji w budowie samych kwiatów i przede wszystkim lepszego ukrycia nektaru i pyłku. Wymagało to również określonej normalizacji wymiarów kwiatów i poszczególnych jego części, ich dostosowania się do wymiarów ciała lub do trąbki określonych owadów zapylających.

Kwiaty o licznych pręcikach i z łatwo dostępnym pokarmem (pyłkiem lub nektarem) jeszcze nie mają określonej stałości odwiedzania lub jest ona jeszcze słabo rozwinięta. Gatunki roślin z takimi kwiatami są jednakowo dostępne dla owadów, które nie otrzymują żadnych korzyści z odwiedzania jednych i tych samych kwiatów. Dlatego też owady dość często przelatują w takich przypadkach z kwiatów jednych gatunków na kwiaty innych i stałość, jeżeli nawet istnieje, ma jeszcze charakter początkowy. Obserwujemy to na przykład u magnoliowatych, grzybieniowatych, pro-

mienistych jaskrowatych, promienistych makowatych i u wielu innych wolnopłatkowych okrytonasiennych.

Zupełnie co innego obserwujemy u grzbiecistych wolnopłatkowych, a szczególnie u zrosłopłatkowych okrytonasiennych. U kwiatów wyspecjalizowanych, szczególnie ze zrosłopłatkową koroną, liczba pręcików zmniejsza się i możliwość wydzielania oraz ukrycia nektaru niepomiernie wzrasta. U gatunków z takimi kwiatami ustala się już określona stałość odwiedzania ich przez owady zapylające (rzadziej przez ptaki) nie tylko przy każdym ich oblocie, lecz często przy wszystkich oblotach w ogóle. Zapylania tych kwiatów dokonują pszczoły, muchy o długich trąbkach, motyle, a także niektóre ptaki. Stałość odwiedzania daje obopólną korzyść tak dla roślin, które lepiej się zapylają i mniej wydatkują pyłku, jak i dla owadów, które lepiej się żywią. Jest to wyższe osiągnięcie sprzężonej ewolucji okrytonasiennych i owadów zapylających, będącej rezultatem skomplikowanego procesu wzajemnego doboru.

Wytworzenie się stałości odwiedzania kwiatów miało bardzo duże znaczenie dla ewolucji okrytonasiennych. Chociaż stałość odwiedzania przyczynia się do krzyżowego zapylania poszczególnych osobników w obrębie gatunku, to jednak zmniejsza ona możliwości międzygatunkowego krzyżowania. Ponadto zmniejsza ona także możliwości krzyżowania między populacjami, wyróżniającymi się budową, barwą i zapachem kwiatów. Tym samym prowadzi do biologicznej izolacji populacji, będącej pierwszym etapem powstawania gatunków. Znaczy to jednak, że okrytonasienne, zapylane przez pszczoły lub przez motyle o długich trąbkach, będą podlegać ewolucji w szybszym tempie niż okrytonasienne, przystosowane do zapylania przez niższe owady zapylające. Dlatego też z ustaleniem bardziej wyspecjalizowanych form zapylania szybkość ewolucji okrytonasiennych znacznie zwiększyła się i w dalszym ciągu stopniowo wzmagała się.

Prawdopodobnie już na początku okresu kredowego sprzężona ewolucja owadów i okrytonasiennych doprowadziła do wysokiej doskonałości mechanizm krzyżowego zapylania, a okrytonasienne osiągnęły dzięki temu znaczne zróżnicowanie morfologiczne i ekologiczne. W rezultacie sprzężonej ewolucji owady i okrytonasienne okazały się najbardziej licznymi grupami organizmów, a okrytonasienne osiągnęły najwyższy stopień organizacji w świecie roślinnym. Ta sprzężona ewolucja odbywała się na zasadzie wzajemnego doboru, którego mechanizm jest bardzo skomplikowany i czeka jeszcze na swoich badaczy. Ale już teraz jest oczywiste, że dobór wzajemny był potężnym, twórczym czynnikiem w ewolucji świata organicznego.

Poznanie biologicznych właściwości najbardziej prymitywnych, żyjących obecnie okrytonasiennych, wskazuje na to, że kolebką okrytona-

siennych były najprawdopodobniej kraje górskie o ciepłym i wilgotnym klimacie, zbliżonym do klimatu pasa podzwrotnikowego Himalajów, Junanu lub południowej Japonii. Pierwotne okrytonasienne były, prawdopodobnie, roślinami górskimi. Potwierdzeniem tego przypuszczenia jest fakt, że większość najbardziej prymitywnych okrytonasiennych, jak np. magnoliowate, to typowi przedstawiciele flory górskiej. Współczesne prymitywne grupy skoncentrowane są przeważnie w okolicy basenu Oceanu Spokojnego (Południowo-wschodnia Azja, Nowa Kaledonia, wyspa Fidżi itp.). A więc jest zupełnie możliwe, że okrytonasienne powstały gdzieś w okolicy basenu Oceanu Spokojnego, najprawdopodobniej w górach południowo-wschodniej Azji. Wydaje się to tym bardziej prawdopodobne, że w erze mezozoicznej, szczególnie w jurze, właśnie tam była największa obfitość i różnorodność *Phyllospermae* — cykadowych, bennetytów i pentoksylowych. Chyba nie należy wątpić, że właśnie do tego kręgu pokrewieństwa należeli również przodkowie okrytonasiennych.

Niekompletność kronik geologicznych nie pozwala na ścisłe ustalenie przodków okrytonasiennych. Ale najbardziej prawdopodobne jest wspólne pochodzenie okrytonasiennych i liścionasiennych *(Phyllospermae)*. Teoretycznie przodkowie okrytonasiennych powinni być pośrednią grupą między nasiennymi paprotnikami a bennetytami. Nadal ich jednak nie znamy. Dlaczego więc, bez względu na zdumiewające osiągnięcia paleobotaniki, przodkowie okrytonasiennych ciągle jeszcze są ukryci przed nami w głębi ziemi? Przypuszczam, że brak danych paleontologicznych, dotyczących przodków okrytonasiennych, tłumaczy się tymi samymi przyczynami, co i brak skamielin szczątków pierwotnych okrytonasiennych. Sądzę, że przodkowie okrytonasiennych byli roślinami górskimi, może nawet wysokogórskimi i właśnie dlatego szanse ich fossylizacji były minimalne. Prawdopodobnie rosły one w krańcowych dla *Phyllospermae* warunkach bytowania. To ostatnie przypuszczenie, jak mi się wydaje, może dać klucz do zrozumienia szybkości i charakteru ewolucji od liścionasiennych do okrytonasiennych.

Jak wiadomo, skuteczność doboru naturalnego oraz szybkość i charakter ewolucji zależne są w dużym stopniu od wielkości populacji, tj. od stopnia izolacji i krzyżowania. Przekonują o tym badania F i s h e r a (1930), a szczególnie S. W r i g h t a (1932, 1942), jak również prace N. P. D u b i n i n a i D. D. R o m a s z o w a (1932). Dochodzą oni do wniosku, że w dużych populacjach ewolucja była powolna, a w małych — szybsza. Chociaż w bardzo małych populacjach absolutna liczba mutacji jest stosunkowo nieduża, to jednak są one wykorzystywane w nich bardziej skutecznie. W populacjach takich pojedyncza mutacja ma dużo więcej szans zachowania się lub rozpowszechnienia się na całą populację

i to znacznie szybciej; może to być dostateczną kompensatą absolutnej częstości mutacji. Taka populacja przy sprzyjających warunkach może dać początek nie tylko nowemu rodzajowi, lecz nawet nowej rodzinie lub taksonowi wyższego rzędu. Paleontolog J. Simpson (1944) bardzo trafnie wykorzystał te dane z genetyki populacji dla wyjaśnienia systematycznych luk w kronikach paleontologicznych. Podczas gdy ciągle odsłaniają się pośrednie ogniwa między rodzajami, rodzinami a nawet rzędami, zwraca szczególną uwagę brak form przejściowych między wyższymi systematycznymi kategoriami. Trudno jest przypisywać ten brak form przejściowych tylko przypadkowi. Jeszcze trudniej tłumaczyć to tym, że takie przejściowe formy w ogóle nigdy nie istniały. Najbardziej prawdopodobną wydaje się hipoteza Simpsona, według której przejściowe formy były nieliczne i podlegały ewolucji w szczególnie szybkim tempie, czym tłumaczy się małe prawdopodobieństwo znalezienia ich w stanie skamieliny. „Można powiedzieć — pisze Simpson — że ten postulat jest zgodny ze wszystkimi posiadanymi przez nas faktami i prawie siłą rzeczy z nich wynika". Zdaniem Simpsona proces pierwotnego wyodrębnienia każdego członu zajął znacznie mniej czasu aniżeli proces jego dalszego przystosowania się, rozpowszechnienia i zróżnicowania.

Wychodząc z tych właśnie danych genetyki populacji, jeszcze w 1947 roku doszedłem do wniosku, że formy przejściowe między nagonasiennymi i okrytonasiennymi rosły jako izolowane i nieduże populacje, w których proces ewolucji przebiegał w nadzwyczaj szybkim tempie. Jeżeli zaś przypuścimy ponadto, że były to peryferyjne populacje górskich roślin, to charakter tej ewolucji będzie jeszcze bardziej zrozumiały. Niedawno zoolog E. Mayr (1954) jeszcze raz zwrócił uwagę na to, że w peryferyjnych izolowanych populacjach proces ewolucji przechodzi w przyspieszonym tempie i stwarzają się realne możliwości dla „makroewolucji". Według jego zdania wiele zagadkowych zjawisk, szczególnie w kronikach paleontologicznych, staje się zrozumiałe, jeżeli uwzględnimy charakter ewolucji w tych populacjach. Genetyczna organizacja peryferyjnych izolowanych populacji warunkuje niewątpliwie znacznie szybsze zmiany ewolucyjne od zmian wewnątrz populacji, będących częścią ciągłego systemu. Mamy tu do czynienia z mechanizmem, który daje możliwość przyjęcia szybkiego powstawania nowych jednostek makroewolucyjnych bez żadnego rozdźwięku z faktami genetyki. Z tego punktu widzenia możliwość tzw. „filogenetycznych skoków" jest zupełnie realna. Jak wiadomo, wielu paleontologów postulowało różne formy „skoków" dla wyjaśnienia braku kopalnych ogniw pośrednich między niektórymi większymi systematycznymi jednostkami. Lecz genetyczne wyjaśnienie tych „skoków" było niezadowalające. Jednak obecnie już staje się jasne,

że genetyczny mechanizm powstawania dużych systematycznych jednostek zasadniczo nie różni się od mechanizmu powstawania gatunku.

A zatem jeżeli przodkami okrytonasiennych były rzeczywiście górskie rośliny, to musiały one stanowić układ niedużych i izolowanych populacji, z których wiele było peryferyjnych. Szybkość ewolucji musiała być bardzo duża i w najwyższym stopniu sprzyjająca makroewolucji. W tych warunkach jedna z najdawniejszych gałęzi *Phyllospermae* mogła dać początek nowej, wyżej zorganizowanej grupie roślin nasiennych, wyróżniających się wysoką zdolnością przystosowawczą i plastycznością. Takie przypuszczenie wydaje mi się zupełnie prawdopodobne.

Lecz jak wiadomo, w krańcowych warunkach bytowania stosunkowo łatwo zachodzą wszelkiego rodzaju neoteniczne przeobrażenia organizmów. W tych warunkach proces ewolucji często prowadzi do zahamowania rozwoju tych lub innych organów i tkanek i następuje jakby przedwczesne zakończenie ontogenezy. Ontogeneza jakby „urywa się" i wcześniejsze stadia rozwoju stają się definitywnymi. Ewolucyjne znaczenie neotenii jest bardzo wielkie. Zdaniem N. K. Kolcowa (1936), gwałtowna neotenia wywołuje z początku jedynie silne uproszczenie fenotypu, podczas gdy genotyp zachowuje swoją złożoność. Zachowanie złożoności genotypu ma decydujące znaczenie dla dalszej postępowej ewolucji formy neotenicznej. Polega ono na tym, że „zasób nie ujawniających się w rozwoju genów, które mogą mutować do genów ujawniających się już podczas rozwoju neotenicznej formy, pociąga za sobą wysoką zmienność tej formy i niekiedy pozwala jej na przejawienie w przyszłości wspaniałego rozkwitu postępującej ewolucji".

W ten sposób, bez względu na swoje fenotypowe uproszczenie, formy neoteniczne zachowują całą złożoność osiągniętego w procesie ewolucji mechanizmu genetycznego, który otrzymuje możliwość rozwoju w nowym, dowolnym kierunku. Ewolucyjne znaczenie neotenii już od dawna było uznane przez zoologów, szczególnie przez W. Garstenga. Niedawno angielski zoolog A. Hardy (1954) w artykule „Escape from Specialization" jeszcze raz podkreślił znaczenie neotenii w ewolucji świata zwierzęcego. Jednak botanicy, w przeciwieństwie do zoologów, nie zwracali dostatecznej uwagi na znaczenie neotenii w ewolucjach dużych jednostek systematycznych i wyznaczali jej pewną tylko rolę w ewolucji gatunków i rodzajów. W szeregu moich prac, szczególnie w „Problemach ewolucyjnej morfologii roślin" (1954), usiłowałem, za przykładem zoologów, tłumaczyć neotenią pochodzenie niektórych większych jednostek i doszedłem w szczególności do wniosku, że klasa okrytonasiennych ma w sobie ślady pochodzenia neotenicznego. Próbowałem wykazać, że zasadnicze cechy morfologiczne okrytonasiennych znajdują najbardziej prawdopodobne wyjaśnienie w hipotezie neotenicznego ich pochodzenia.

W literaturze już niejednokrotnie wskazywano na określone „infantylne“ cechy w organizacji kwiatu, który uważano za zahamowany w rozwoju pączek. Ze współczesnego punktu widzenia kwiat należy rozpatrywać jako neoteniczną formę prymitywnego strobilu nagonasiennych przodków, co między innymi całkowicie wyjaśnia również pochodzenie owocolistków. Całkowicie zrozumiałe staje się także pochodzenie nie posiadającego *archegonium* żeńskiego gametofitu okrytonasiennych przedstawiającego zmodyfikowaną neoteniczną formę gametofitu nagonasiennych. Neotenią można tłumaczyć pochodzenie liści okrytonasiennych, powstanie liścia o unerwieniu palczastym z pierzastego oraz liści jednoliściennych z liści dwuliściennych. Z tego punktu widzenia całkowicie zrozumiała jest również krańcowo prymitywna budowa drewna niektórych okrytonasiennych typu *Trochodendron*, u których dojrzałe drewno z drabinkowymi tracheidami strukturą swoją odpowiada wczesnemu drewnu prymitywnych nagonasiennych, co wskazuje na jego neoteniczne pochodzenie. Z braku czasu nie będę mógł szczegółowo zreferować wszystkich moich poglądów na to zagadnienie, tym bardziej że częściowo są one przedstawione w artykule: „Niektóre problemy ewolucyjnej morfologii okrytonasiennych“ (Problemy botaniki, 1954, t. II). Nadmienię tylko, że neotenicznym przeobrażeniom podległy prawdopodobnie wszystkie organy i części ciała przodków okrytonasiennych, co musiało doprowadzić do powstania luk w szeregu dojrzałych form. Dlatego powstanie okrytonasiennych było nie tylko szybkie (rezultat ewolucji na podłożu izolowanych peryferyjnych populacji), lecz i przerywane (rezultat neotenii).

Wychodząc z założenia N. K. Kolcowa, możemy przypuszczać, że pierwotne okrytonasienne, pomimo ich fenotypowego uproszczenia, wniosły ze sobą duży zasób genotypowych możliwości, co niewątpliwie stworzyło sprzyjające genetyczne możliwości dla ich szybkiej przystosowawczej irradiacji w różnych kierunkach. Dlatego rozwijające się w górach i rozbite na drobne izolowane populacje pierwsze okrytonasienne miały najbardziej sprzyjające warunki rozwoju w różnych kierunkach. Jeżeli zaś weźmiemy pod uwagę, że ewolucja ich była ściśle związana z ewolucją owadów i była oparta na swoistym i skomplikowanym mechanizmie wzajemnego doboru, to wyjątkowa szybkość pierwotnego ich zróżnicowania będzie jeszcze bardziej zrozumiała.

Na zakończenie mego referatu chcę powiedzieć, że jakkolwiek poszczególne jego tezy mogą być sporne, jedno wydaje mi się bezsporne: zagadnienie pochodzenia okrytonasiennych obecnie już wyszło poza granice jakiejkolwiek jednej dyscypliny botanicznej i nawet poza granice całości botaniki, i może być rozwiązane tylko jako kompleksowe zagadnienie biologiczne.

Instytut Botaniczny im. Komarowa AN ZSRR
Leningrad

SUMMARY

Among the many still unsolved problems of the phylogeny of the plant world, the problem of the origin and evolution of angiosperms is most exciting, intricate and puzzling. It has attracted the attention of palaeobotanists, phytogeographers, morphologists and taxonomists for more than a century. But in spite of that the enigma is far from being completely solved and many questions connected with the origin and evolution of angiosperms are still vague. The ancestry of angiosperms is still a riddle and their seemingly abrupt rise to dominance in the Late Cretaceous is one of the most striking phenomena in the geological history of plants. So far we do not know any fossil forms connecting the angiosperms with any other groups of seed plants, and their origin and early history remain a deep mystery.

But in spite of a deficiency of fossil records it is possible to make some feasible suppositions on the phyletic relations of angiosperms and their mode of origin. The most probable ancestors of angiosperms were some lower gymnosperms. Theoretically the ancestors of angiosperms had to be an intermediate group between *Cycadofilicales* and *Phyllospermidae (Cycadales* and *Bennettitales)*. They were very primitive gymnosperms with bisexual (amphisporangiate) strobili consisted of many leaf-like and spirally arranged microsporophylls and megasporophylls. The strobili were surrounded by an outer sheath of sterile leaves, like those of *Bennettitales*, and microsporangia were free from one another, like those of *Cycadales*.

The probable cradle of angiosperms was apparently situated in countries with a humid and warm climate, like that of the subtropical zone of Yunnan. The most primitive living angiosperms, especially *Magnoliaceae, Degeneriaceae, Winteraceae, Trochodendraceae* and *Tetracentraceae*, are strongly concentrated in the region of the Pacific basin, especially in Eastern Asia, and Australasia. It is quite possible therefore, that the angiosperms arose in this region, more probably in the mountains of South-Eastern Asia. This is all the more probable as in Mesozoic times, especially in Jurassic, South Asia was a region of the greatest abundance and diversity of the phyllospermids *(cycadophytes)* — the nearest relatives of angiosperms.

But why are the ancestors of angiosperms still hidden from us in the entrails of the carth in spite of the great advances of palaeobotany? I suppose, that the absence of palaeobotanical data concerning the nearest ancestors of angiosperms may be explained by the same reasons, as the absence of remains of the first angiosperms. It seems to me that the explanation consists in the following: the ancestors of angiosperms were probably the mountainous plants, may be even high mountainous, and therefore the chances of their fossilisation were at a minimum. Apparently they grew in extreme conditions of environment for phyllospermids, most probably near the upper limit of forest vegetation. This last supposition, as it seems to me, may give a key to understand the rate and mode of evolution in line from phyllospermids to angiosperms.

It is now well realized that the rates and patterns of evolution are largely conditioned by the size of the genetically effective breeding populations involved. R. Fisher, S. Wright, J. Haldane, N. Du-

binin, D. Romashov and many other workers have shown that the balance between intensity of selection, mutation rates and random fluctuations of gene frequencies are quite different in large and in small populations. In large populations the chances of fixation of mutation depend mainly on selective value, but in small populations the result is largely random and independent of selection. Evolutionary transformation would tend to be very slow in large panmictic populations. On the contrary, maximal rates would occur in very small and isolated populations, but could very rarely be long sustained. In favourable conditions such a population may become not only a new genus, but even a new family or a still higher taxon.

In such rapid and large evolutionary transformations a great role is played not only by the size and structure of populations, but also by their geographical locations within the area of species. As E. Mayr (1954) recently emphasized, the small peripherally isolated population has various attributes that are of great interest not only to the student of speciation but also to those who study major evolutionary changes. He maintains, that many puzzling phenomena particularly those that concern paleontologists, are elucidated by a consideration of these populations. This concerns such phenomena as very rapid evolutionary rates, apparent „phylogenetic saltations" and the origin of new high taxons. In Mayr's opinion, the genetic reorganization of small peripherally isolated populations does permit evolutionary changes that are many times more rapid than the changes with populations that are part of a continuous system. An occasional one of such populations may succeed, during the period of genetic reorganization in entering a previously unoccupied ecological niche and in expanding into this niche. It seems to me that E. Mayr is quite right in saying: „Here then is a mechanism which would permit the rapid emergence of macroevolutionary novelties without any conflict with the observed facts of genetics". As it is well known many paleontologists have postulated various kinds of typostrophic „saltations" in order to explain the absence of transitional forms between higher categories. But if these major evolutionary changes have taken place in small peripherally isolated populations, it would explain the systematic discontinuities of the paleontological record.

Thus the data and conclusions of population genetics may quite satisfactorily explain the origin of higher taxons and the systematic occurence of the gaps between them, hitherto so puzzling. G. G. Simpson (1944, 1953) utilized some of these data to explain the regular absence of fossil transitional forms for almost all orders of all classes of animals. He states that the basic differentiation of each order took a much shorter time than its later adjustment, spread and diversification. It follows that the basic differentiation proceeded, on an average, more rapidly than the later recorded evolution. But such unusually high rates of evolution are very improbable in large populations and are most consistent with the postulate that the transitional populations were small. Hence he concluded that „the lines leading to higher categories must often, or even usually, have had populations relatively quite small as compared with their descendants in the categories. This would markedly

reduce the chances of their recovery as fossils" (Simpson, 1953, p. 372).

Proceeding from the same data of population genetics, in 1947, I came to the conclusion that transitional forms between gymnosperms and angiosperms consisted of small populations, in which the rate of evolution was very high. And if we postulate now that many of them were peripherally isolated populations of mountainous plants, the mode of evolution would be still more clear.

Thus, if the ancestors of angiosperms were really the mountainous plants they should have consisted of the whole system of small and isolated populations, many of which were peripheral. In most cases the isolation of populations was not complete, which is the ideal situation for sustained, relatively rapid and progressive evolution (based on intergroup selection), but in other cases the very small populations were almost completely isolated, which is very suitable for a rapid genetic drift. According to Sewall Wright's investigations, in a large population, subdivided into numerous partially isolated groups, both adaptive and nonadaptive differentiation is to be expected and that conditions are most favourable for evolution when both processes are occuring. But when isolation prevails and accidents of sampling (drift) constitute the important evolutionary process the conditions are more favourable for „macroevolutionary" novelties. In populations under varied and varying mountainous conditions especially if isolation is incomplete, random fixation of mutation, especially favourable one, may be very rapid. If such a situation existed in the structure of populations of the ancestors of angiosperms then the rate of evolution should have been very fast and most favourable for the origin of a new class. Under such conditions, one of the ancient branches of *Phyllospermidae* might really have been the origin of the new higher organized group of seed plants which was characterized by high adaptability and evolutionary plasticity. Such an assumption seems to me very likely.

But on what kind of ontogenetic basis could this „phyletic saltation" have been realized? The answer seems to me to be — on the basis of hereditary neoteny.

As it is known, under the extreme conditions of environment different kinds of neotenic transformations of organisms may easily appear. Under such conditions the process of evolution frequently leads to the delay of development both of organs and tissues, and a premature completion of ontogenesis takes place. An ontogenesis somehow „breaks off" and earlier stages of development turn into definitive ones. The evolutionary significance of neoteny is very great. In N. K. Koltzoff's (1936) opinion a sharply expressed neoteny leads to the strong simplification of phenotype only, whereas the genotype keeps its complexity. For the further progressive evolution of neotenic forms this preservation of complexity of genotype is of decisive importance. This importance lies in the fact that the rich reserve og genes leads to high variability of neotenic forms and allows them occasionally to disclose a luxurious blossoming of further progressive evolution (Koltzoff, 1936, p. 520). Thus, in spite of their phenotypic simplification, neotenic forms preserve the whole complexity of the genetic mechanism achieved during the

process of evolution, which acquires the possibility of development in any new direction.

The evolutionary significance of neoteny has been appreciated by many zoologists, especially by W. Garstang (1922) and G. R. de Beer (1951). Recently, zoologist E. Hardy (1954) in his article entitled „Escape from specialization" once more emphasised the importance of neoteny in evolution of the animal kingdom. But, in contrast to zoologists, botanists have not payed enough attention to the great rôle of neoteny in the evolution of higher taxonomic categories, and attach to it only a secondary role in evolution of species and genera. In some of my works, especially in may book „Problems of the evolutionary plant morphology" (1954). I tried to explain neotenically the origin of some of the higher taxons in the plant world, and partially I came to the conclusion that angiosperms carry in themselves the traces of their neotenic origin. I have tried to show that the basic morphological characters of angiosperms find their most probable explanation in the hypothesis of their neotenic origin.

It has more than once been mentioned in literature the definite „infantile" characters in the organization of flower. From the modern point of view the angiosperm flower may be considered as a neotenic form of primitive strobile of gymnospermous ancestors. With this supposition it is explained not only the origin of flower in general, but also the origin of its different parts. From this point of view it is possible to explain the origin of carpels and stamens, as well as the origin of primitive perianth. It becomes quite clear the origin of very peculiar female gametophyte („embryosac") of angiosperms completely devoid of archegonia or even parts of archegonia. This very simplified and at the same time very perfect female gàmetophyte represents the transformed neotenic form of female gametophyte of ancient gymnosperms. By neoteny it is possible to explain the origin of leaves of angiosperms, the rise of palmate leaves from the penninerved ones, and the rise of leaves of monocotyledons from the leaves of dicotyledons. From this point of view it is also quite comprehensible the extreme primitiveness of the wood structure of some dicotyledons (*Winteraceae* and other homoxylic forms) the late wood of which with its scalariform tracheids, corresponds in its structure to early wood of primitive gymnosperms, thus originating also through neoteny. It is not necessary to give here a circumstantial account of this subject, because it has been discussed in some other of the author's papers, especially in the article entitled „Quelques problémes de la morphologie évolutive des angiospermes" (1954).

Proceeding from Koltzoff's conception we must suppose, that the primary angiosperms in spite of their phenotypic simplification, carried in themselves considerable reserve of genetic possibilities, which undoubtedly created favourable genetic opportunities for their rapid adaptive irradiation in many directions. Consequently, having been developed in mountains and dismembered into numerous small and comparatively isolated populations, the first angiosperms were in most favourable conditions for evolution in different directions. And if we bear in

mind that their evolution was closely dependant on the evolution of pollinating insects, and was based on the peculiar and complicated mechanism of mutual selection, then the extreme rapidity of this initial differentiation becomes still more comprehensible.

Botanical Instytute
Academy of Sciences
Lenigrad

LITERATURA

De Beer G. R., 1951, Embryos and ancestors, Revised edition, Oxford Univ. Press., Oxford.

Garstang W., 1922, The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law, Jour. Linn. Soc. London (Zool.), 35: 81—101.

Hardy E., 1954, Escape from specialization. In J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (ed. by) „Evolution as a process", pp: 122—142, London.

Kolcow H. K., 1936, Organizacja kletki. Sbornik eksperimentalnych isledowanij statiej i reczej. 1903—1935 gg., Moskwa-Leningrad.

Mayr E., 1954, Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (ed. by) „Evolution as a process", pp. 157—180, London.

Simpson G. G., 1944, Tempo and mode in evolution, Columbia Univ. Press., New York.

Simpson G. G., 1953, The major features of evolution, Columbia Univ. Press., New York.

Tachtadżjan A. L., 1947, O principach metodach i simwołach filogeneticzeskich postrojenij w botanike, Biull. Mosk. Obszcz. Isp. Prir., 52 (5): 95—120.

Tachtadżjan A. L., 1954, Nekotoryje problemy ewolucjonnoj morfologii pokrytosiemiennych, Wopr. Bot., 2: 763—793. (Tachtajan A. L., 1954, Quelques problèmes de la morphologie évolutive des angiospermes, Essais de Bot., 2: 763—793).

Tachtadżjan A. L., 1954, Woprosy ewolucjonnoj morfologii rastienij. Izd. Leningr. Uniw., Leningrad.

Wright S., 1949, Adaptation and selection. In G. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson (ed. by) „Genetics, Paleontology and Evolution". pp. 265—389.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Z zagadnień geobotanicznych Beskidu Niskiego

Geobotanisches aus dem Beskid Niski-Zuge im mittleren Teile der Karpathen

T. TACIK, M. ZAJĄCÓWNA i K. ZARZYCKI

WSTĘP

W czasie od 14 do 16 czerwca 1955 r. zwiedziła okolice Dukli w Beskidzie Niskim wycieczka botaniczna pod kierownictwem prof. dra B. Pawłowskiego. Prócz autorów niniejszej notatki wzięli w niej udział mgrzy J. Staszkiewicz i K. Szczepanek oraz studenci botaniki U. J.: B. Brzyski, K. Chronowska, S. Grabski, M. Kuc, E. Pancerówna, K. Pstrokońska, B. Stuchlikowa i L. Stuchlik. Zwiedzono północne i północno-wschodnie zbocza Cergowej Góry (718 m), północno-zachodnie zbocza góry Pietros (731 m; na mapie oznaczonej jako „Piotruś", która to nazwa jest — według informacji miejscowego gajowego — przekręcona) oraz najbliższe otoczenie tych gór. Poczyniono przy tym szereg obserwacji florystycznych i fitosocjologicznych, których ogłoszenie wydaje się wskazane.

Oprócz roślin napotkanych przez nas samych w czasie wycieczki podajemy także stanowiska kilku rzadszych gatunków zebranych w Beskidzie Niskim przez K. Piecha, których okazy znajdują się w zielniku PAN w Krakowie, a których stanowiska nie zostały dotąd ogłoszone. W części fitosocjologicznej niniejszej notatki wykorzystano i umieszczono w tabeli — dla porównania buczyn Beskidu Niskiego z buczynami dalej na zachód położonych części Karpat — nie publikowane dotąd zdjęcia fitosocjologiczne wykonane podczas wycieczek na Policę (w r. 1954) i Leskowiec (w r. 1955).

Uwagi ogólne i część florystyczną opracowali M. Zającówna i T. Tacik, część fitosocjologiczną K. Zarzycki. W wykonywaniu zdjęć fitosocjologicznych i zbieraniu roślin wzięli udział wszyscy uczestnicy wycieczki; mchy w zdjęciach oznaczył M. Kuc.

Panu prof. drowi B. Pawłowskiemu składają autorzy wyrazy serdecznego podziękowania za kierowanie całokształtem prac i wskazówki dotyczące poszczególnych zagadnień, jak również za przekazanie do wykorzystania własnych notatek i zbiorów.

LISTA NAPOTKANYCH GATUNKÓW
(rzadszych lub dotąd z okolic Dukli nie podawanych)

Phyllitis scolopendrium (L.) Newm. — Z Cergowej Góry znany już od dawna (Piech 1929). Paproć tę napotkaliśmy tam na stoku pn.-zach., 520 m, w dość znacznej obfitości; nadto na górze Pietros, SWS, 590 m. Wszędzie w podzespole *Fagetum carpaticum lunarietosum.*

Pinus silvestris L. — Występuje — wedle wszelkiego prawdopodobieństwa — z natury na torfowisku na Cergowej Górze, stok pn., ok. 480 m. Poza tym przez nas nie napotkana.

Ulmus scabra Mill. — Cergowa Góra — po szczyt (718 m); Pietros — po 720 m.

Quercus robur L. — W pojedynczych okazach wchodzi w skład *Fagetum carpaticum*. Cergowa Góra, grań, po 718 m — tam jednak może sadzony.

Rumex confertus L. — Ten wschodni gatunek, osiągający w Polsce zachodni kres swego zasięgu i rozszerzający się, jak się zdaje, ku zachodowi, występuje w okolicach Dukli pospolicie i obficie po przydrożach i łąkach.

Stellaria holostea L. — Najwyższe stanowiska: Cergowa Góra, ok. 700 m (na wysokości 630 m występuje jeszcze obficie); Pietros, ok. 700 m; na obu tych górach we *Fagetum carpaticum.*

Cimicifuga europaea Šipč. — Z Cergowej Góry podana przez Piecha (1929, pod nazwą *Cimicifuga foetida* L.). Przez nas znaleziona tam na stoku wschodnim, ok. 600 m oraz na progu skalnym na grzbiecie, 690—700 m.

Aconitum paniculatum Lam. K. Piech zebrał tę roślinę w pn.-wsch. części Cergowej Góry i ogłosił to w r. 1929. My napotkaliśmy tam młode, nie kwinące jeszcze okazy na wysokości ok. 700 m.

Bunias orientalis L. — Trzciana k. Dukli, przy drodze i na łąkach, obficie. Jest to roślina południowo-wschodnia, rozszerzająca na naszych ziemiach swój zasięg ku zachodowi, dochodząc ostatnio po okolice Zakopanego (Pawłowski, 1956).

Lunaria rediviva L. — Bardzo rozpowszechniona zarówno na Cergowej Górze (skąd podana była już przez Knappa 1869), jak i na Pietrosie; występuje w wilgotniejszych płatach buczyn i płatach leśnych o charakterze przejściowym, niekiedy masowo, od podnóży aż po najwyższe partie.

Myricaria germanica (L.) Desv. — Występuje na żwirowiskach Jasiołki powyżej Dukli, ok. 360 m, b. nielicznie. Podawana z Dobieszyna nad Jasiołką i Kołaczyc (Knapp 1869) oraz z okolic Biecza

(Kotowicz 1877). Pogląd wyrażany parokrotnie w naszej literaturze, według którego gatunek ten w środkowej części Karpat nie występuje, jest niesłuszny. Rozmieszczenie tego gatunku w północnej części Karpat przedstawia ryc. 1.



Ryc. 1. Rozmieszczenie *Myricaria germanica* w północnej części Karpat.
Verbreitung von *Myricaria germanica* im nördlichen Teile der Karpathen.
Grubszymi kreskami oznaczono doliny rzek, w których gatunek ten występuje na pewno; cieńszymi — tereny karpackie, w których jego występowanie jest bardzo prawdopodobne.
Anm. Dick schaffiert: die Flusstäler, aus welchen *Myricaria germanica* sicher bekannt ist; dünn schaffiert: Gebiete in welchen das Auftreten dieser Art sehr wahrscheinlich ist.

Acer campestre L. — W okolicy Dukli rozpowszechniony w niższych położeniach w lasach i zaroślach; np. podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn), 350—370 m; zarośla obok szosy koło Lipowicy na pd. od Dukli.

Staphylea pinnata L. — Na Cergowej Górze, skąd znana jest od dawna, spotykaliśmy ją od podnóża pn.-zach. (nad potokiem k. Zakluczyna, 380 m, w lesie) po 540 m. W szczególnie wielkiej ilości osobników, obficie kwitnących i owocujących, występuje w podszyciu buczyn na stoku pn., między 480 a 540 m.

Alchemilla glabra Neygenf. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry, nad potokiem, ok. 380 m; góra Pietros, ok. 650 m.

Alchemilla acutiloba Opiz. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn), ok. 380 m; nad Jasiołką k. Zawadki Rymanowskiej, 370 m; stok góry Kamieniec, ok. 430 m; nad potokiem Kamionką, ok. 430 m; Cergowa Góra, wypasana łąka na stoku pn.

Alchemilla subcrenata B u s. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn), ok. 380 m.

Alchemilla xanthochlora R o t h m. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry, nad potokiem, ok. 380 m; góra Kamieniec, stok zach., ok. 430 m; nad potokiem Kamionką, ok. 430 m.

Alchemilla micans B u s. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn), ok. 380 m.

Alchemilla crinita B u s. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn), ok. 380 m; nad potokiem Kamionką pod górą Kamieniec, ok. 430 m (for. *vegeta*).

Alchemilla pastoralis B u s. — Podnóże pn.-zach. Cergowej Góry (Zakluczyn) 350—380 m; zbocze góry Kamieniec, ok. 430 m.

Alchemilla glaucescens W a l l r. — Nad Jasiołką k. Zawadki Rymanowskiej, 370 m; góra Kamieniec, stok pn.-zach., 430—470 m.

Crataegus calycina P e t e r m. — Cergowa Góra, stok pn.-zach. między 380 a 400 m.

Crataegus oxyacantha L. — Pietros, ok. 575 m.

Drosera rotundifolia L. — Cergowa Góra, stok pn., ok. 480 m, na torfowisku.

Tilia platyphyllos S c o p. — Cergowa Góra, od podnóża aż po ok. 690 m.

Glechoma hirsuta W. K. — Cergowa Góra; pospolita w lesie, obserwowana od 380 po 710 m.

Hyssopus officinalis L. — Żwirowiska Jasiołki k. Dukli; zebrał K. P i e c h (stanowisko nie ogłoszone). Przez nas nie napotkany. Jest to roślina zdziczała z dawnych hodowli.

Petasites Kablikianus T a u s c h — Żwirowiska Jasiołki k. Zawadki Rymanowskiej, 370 m; zarośla obok drogi w dolinie Jasiołki powyżej Lipowicy, 360 m; nad potokiem u podnóża Cergowej Góry, 380 m; Pietros, stok pd.-zach., miejsce wilgotne, ok. 560 m. Roślina znana dotąd w naszej części Karpat z Tatr, Pienin, Babiej Góry, doliny Skawy k. Makowa (Z a r z y c k i 1956) i z Gorców (K o r n a ś 1956). Z Beskidu Niskiego dotąd nie podana. Rozpowszechniona w Karpatach Wschodnich.

Aposeris foetida (L.) L e s s. — O występowaniu tego gatunku na Górze Cergowej wiadomo od dawna (K n a p p 1869). Napotkaliśmy go na stoku pn.-zach. w paru miejscach, na wysokości ok. 450 m. Kwitnie obficie. Ponieważ ten wschodnio-karpacki gatunek ma pewne znaczenie dla zagadnienia geobotanicznej granicy Karpat Zachodnich i Wschodnich, załączamy dwie mapki, przedstawiające jego ogólny zasięg w Europie, oraz bardziej szczegółowo jego rozmieszczenie w północnej części Karpat i na przyległym niżu.

W Karpatach sięga *Aposeris foetida* z jednej strony od Banatu do zachodniej części Siedmiogrodu, z drugiej strony poprzez całe Karpaty Wschodnie po Bieszczady, Pogórze Karpackie koło Przemyśla i Beskid Niski. Sądząc z danych Knappa („Częsta po lasach krainy pagórkowatej od Kołaczyc aż do najwyższych łąk górskich"), jest jeszcze we wschodniej części Beskidu Niskiego, może aż po Biecz (Kotowicz 1877) rozpowszechniona. Dalej zaś na za-



Ryc. 2. Rozmieszczenie *Aposeris foetida* w północnej części Karpat i na przyległym niżu.
Verbreitung von *Aposeris foetida* im nördlichen Teil der Karpathen und deren Vorland.

chód spotyka się ją tylko na oderwanych wyspowych stanowiskach w Zgłobicach pod Tarnowem (Knapp 1872), Chełmcu pod Nowym Sączem (Pawłowski 1925), Pieninach (Knapp 1872, wątpliwe), Wielkim Saryszu nad Torysą (Jirásek 1937) i k. Kiszaku nad Hernadem (Dostál 1932). Ze wschodniokarpackim ośrodkiem występowania *Aposeris foetida* łączą się bezpośrednio jego liczne stanowiska w przylegających od północy krainach: w południowo-wschodniej części Puszczy Sandomierskiej, na Podolu (po obu stronach Dniestru), Opolu, Roztoczu, Wołyniu; ciążą do niego także oderwane stanowiska w Męśmierzu pod Puławami i koło Mozyrza nad Prypecią. Natomiast dwa daleko na zachód leżące, odosobnione stanowiska w Białych Karpatach (Jirásek 1937) i Piszczanach (Pieštiany, Dostál 1932), pozostają prawdopodobnie w związku historycznym raczej z zasięgiem alpejskim. Drugim ośrodkiem występowania *Aposeris foe-*

tida są Alpy: na zachodzie po departamenty Isère i Drôme, na wschodzie po Austrię Dolną i Krainę, a także w łączności z nimi kraje illiryjskie: Kroacja, Slawonia, Bośnia. Do tego ośrodka występowania ciążą oderwane placówki w północno-zachodnich Apeninach (Fiori 1925—1929).

Scilla bifolia L. — Cergowa Góra (Knapp 1869); przez nas zebrana na zboczu pd.-wsch., ok. 660 m. Zebrano jedynie okazy owocujące, co utrudnia dokładne oznaczenie; zapewne jest to var. *subtriphylla* Schur pro sp. (teste Domin).



Ryc. 3. Ogólne rozmieszczenie *Aposeris foetida*.
Allgemeine Verbreitung von *Aposeris foetida*.

Juncus macer Gray (*J. tenuis* Willd.?) — Trzciana k. Dukli, przy drodze. Roślina pochodzenia amerykańskiego, u nas obecnie bardzo rozpowszechniona po przydrożach.

Eriophorum vaginatum L. — Cergowa Góra, zbocze pn., ok. 480 m, torfowisko.

Carex Oederi Retz. — Góra Kamieniec, ok. 470 m.

Carex ornithopoda Willd. — Góra Kamieniec, stok. zach., ok. 470 m, na łące; podnóże pn.-zach. Cergowej Góry, ok. 430 m. Gatunek ten podawany był z Beskidu Niskiego przez Knappa (1869) z okolic Iwonicza i przez Piecha (1930) „na terasie Jasiołki na pd. od Dukli".

Carex pilosa Scop. — Najwyższe zauważone stanowiska: Cergowa Góra 710 m; Pietros 710 m.

Carex transsilvanica Schur. — Znaleziona przez Piecha (1930) „na terasie Jasiołki na pd. od Dukli" (było to najdalej wysunięte

spośród znanych wówczas stanowisk tego gatunku w Karpatach). Zdaje się, że jest to roślina rozpowszechniona w okolicach Dukli. Stanowiska znalezione przez nas: Cergowa Góra, podnóże pn.-zach. i stok pn., 430—610 m; Pietros, stok pd.-zach., 530 m; góra Kamieniec, ok. 470 m.

Carex tomentosa L. — Gatunek dość rzadki. Cergowa Góra, stok pn., ok. 450 m, łąki; na wsch. od góry Kamieniec, 470 m.

Poa remota Forselles — Pietros, stok pd.-zach., 560—570 m, wilgotna, kamienista luka w lesie.

Melica uniflora Retz. — Cergowa Góra; podana już przez Piecha (1929); przez nas napotykana na wys. 550—680 m.

Coeloglossum viride (L.) Hartm. — Cergowa Góra, stok pn.-wsch., po 700 m.

Arum maculatum L. — Z Cergowej Góry podane już przez Knappa (1869), przez nas napotkane w dużej ilości okazów na stoku pn.-zach.

ZESPOŁY LEŚNE

Zbiorowiska leśne wykazują w swym rozmieszczeniu na terenie Beskidu Niskiego podobny układ piętrowy jak w całych Beskidach Zachodnich; w analogicznych wysokościach występuje tu wyraźnie piętro pogórza, gdzie głównym zespołem leśnym jest zespół dębowo-grabowy — *Querceto-Carpinetum*, i piętro regla dolnego, którego głównym zespołem leśnym jest karpacki zespół buka — *Fagetum carpaticum*. W niższych położeniach na północnych stokach Cergowej Góry zespół *Querceto-Carpinetum* wykształcony jest zupełnie typowo. Z gatunków charakterystycznych dla tego zespołu zauważyliśmy dość licznie występującą *Carex pilosa, Stellaria holostea* i *Ranunculus* cfr. *cassubicus*. W warstwie drzew częstym składnikiem zdaje się być klon polny — *Acer campestre*.

Na ogół przyjmuje się, iż granica między wymienionymi piętrami przebiega w całych Beskidach w przybliżeniu na wysokości 500—600 m n.p.m. (Pawłowski 1927). Jak wynika z naszych obserwacji (por. zdjęcia zestawione w tab. 1), granica ta nawet w obrębie tego samego masywu górskiego podlega znacznym wahaniom i zależy m. in. od ekspozycji. Na północnych stokach Cergowej Góry znajdujemy już w wysokości 400 m n.p.m. płaty, które ze względu na skład florystyczny zaliczyć należy do zespołu *Fagetum carpaticum* (tab. 1, zdj. 3—5). W warstwie drzew panuje tu jodła, podobnie zresztą jak w najniższym pasie piętra dolnoreglowego także i niektórych innych pasm beskidzkich (Medwecka-Kornaś 1955). W naszych zdjęciach wraz z nią występuje

buk oraz w domieszce dąb szypułkowy. Ten ostatni wskazuje, że omawiane płaty leżą na styku dwu zespołów: *Fagetum carpaticum* i *Querceto-Carpinetum*.

Zdjęcia tabeli 1 pochodzą z następujących stanowisk:

1. Wschodnie ramię Cergowej Góry. — Drzewostan bukowy. Warstwa ściółki nie rozłożonej 3 cm, rozłożonej 0,5 cm. Warstwa mineralno-próchniczna, silnie przekorzeniona, osiąga miąższość 5—6 cm i stopniowo przechodzi w warstwę żółtobrunatną, gliniasto-piaszczystą. Kopano do głębokości 30 cm.
2. Poniżej poprzedniego płatu. Całe dno lasu zalega ściółka, pod nią miejscami drobnoziarnisty piaskowiec, silnie burzący z 10% HCl. Ściółki luźnej, nie rozłożonej ok. 2 cm, ściółki zbitej, częściowo rozłożonej 1 cm. Warstwa mineralno-próchniczna, ciemnobrunatna, świeża, glinkowata o gruzełkowatej strukturze, osiąga grubość 10—12 cm. Poniżej 15 cm barwa gleby niemal żółta. Gleba od samej góry dość kamienista.
3. Północne zbocza Cergowej Góry koło Zakluczyna. Drzewostan jodłowy, nieco prześwietlony.
4. W pobliżu zdjęcia 3. Warstwa ściółki częściowo rozłożonej 1 cm, rozłożonej 0,5 cm. Poniżej warstwa mineralno-próchniczna, glinkowata, barwy brunatnoszarej. pod nią glinka żółtoszara.
5. Nieco na wschód od poprzedniego płatu. Gleba podobna.

Z gatunków charakterystycznych dla zespołu *Fagetum carpaticum* i związku *Fagion* znajdujemy tu poza jodłą i bukiem: *Dentaria glandulosa, D. bulbifera* i *Rubus hirtus*. Gatunki charakterystyczne dla zespołu *Querceto-Carpinetum* i związku *Fraxino-Carpinion* reprezentują natomiast: *Ranunculus* cfr. *cassubicus, Stachys silvatica, Ficaria verna* i *Circaea lutetiana. Cerasus avium* występuje wprawdzie we wszystkich płatach, lecz jedynie w warstwie zielnej. Zaznacza się tu wyraźnie przewaga gatunków charakterystycznych pierwszej grupy (*Fagetum* i *Fagion*) nad gatunkami charakterystycznymi grupy drugiej (*Querceto-Carpinetum* i *Fraxino-Carpinion*). Bardzo obfite występowanie w omawianych płatach *Lunaria rediviva* oraz *Fraxinus excelsior, Urtica dioica, Petasites albus* i innych gatunków wyróżniających podzespół *Fagetum carpaticum lunarietosum* wskazuje, że płaty te należą prawdopodobnie do tego podzespołu, dość rozpowszechnionego na Cergowej Górze.

W wysokości około 500 m n.p.m. znajdujemy w ekspozycji północnej już zupełnie typowe płaty buczyny karpackiej z ich charakterystyczną kombinacją gatunków.

Inaczej przedstawia się sprawa na ekspozycjach południowych lub też zbliżonych do południowych. Tu jeszcze w wysokości 630 m n.p.m. odnajdujemy płaty, które uznać należy za przejściowe pomiędzy *Querceto-Carpinetum* a *Fagetum carpaticum* (tab. 1, zdj. 1, 2). W warstwie drzew panuje już buk lub też buk z domieszką jodły. Dąb zdarza się jedynie sporadycznie. W naszych zdjęciach zaznacza się przewaga ilościo-

Tabela 1

Płaty przejściowe między *Querceto-Carpinetum* a *Fagetum carpaticum lunarietosum*

Übergang vom *Querceto-Carpinetum* zum *Fagetum carpaticum lunarietosum*

Nr zdjęcia (Nummer der Aufnahme)		1	2	3	4	5
Data (Datum)		16.6.1955		14.6.1955		
Miejscowość (Ortschaft)		Cergowa Góra (Beskid Niski)				
Wzniesienie npm. w m (Höhe m. ü.M.)		630	550	400	420	400
Ekspozycja (Exposition)		SE	SE	N	N	N
Nachylenie (Neigung) °		30	30—35	7—8,	10	10—12
Zwarcie koron drzew (Schlussgrad d. Baumschicht) %		80	75	50	75	50
Zwarcie podszycia (Deckungsgrad d. Strauchschicht) %		20	50	25	50	20
Pokrycie runa (Deckungsgrad d. Krautschicht) %		60	75	75	75	65
Pokrycie mchów (Deckungsgrad d. Moosschicht) %		15	·	·	·	·
Wysokość drzew (Höhe d. Bäume) m		15—18	do 22	do 20	do 25	18
Średnica maks. (Max. Durchmesser) cm		30	75	35	40	·
Powierzchnia w arach (Aufnahmefläche — Aren)		1 (4)	1 (4)	1(2.5)	1 (5)	1 (4)
Drzewa (Baumarten)						
	a	5.4	4.3	(1.1)	(+)	+
Fagus silvatica	b	2.1	3.2-3	·	·	·
	c	+	+	·	·	·
Abies alba	a	·	(2.2)	3.3	3.1-2	(3.1)
	b	1.1	2.1-2	1.1	1.1-2	+
	c	+	+	·	+	+
Acer pseudoplatanus	a	·	·	·	2.2	·
	b	·	1.1	1.1	2.1	2.2
	c	·	·	+	·	·
Ulmus scabra	b	(+)	+	·	·	·
	c	+	+	·	·	·
Quercus robur	a	·	+ (1 egz.)	1.1	1.1	1.2
	b	·	·	·	·	·
	c	·		·	(+)	·

Tabela 1 (c. d.)

Nr zdjęcia (Nummer der Aufnahme)	1	2	3	4	5
Gatunki charakterystyczne rzędu (Ordnungs-Charakterarten der) *Fagetalia*					
Actaea spicata	+	+	+	(+)	.
Asperula odorata	+	2.1	3.3	+.2	3.3
Anemone nemorosa	2.1-2	1.1	.	+	1.2
Asarum europaeum	1.2	1.2	1.2	1.1-2	1.2-3
Allium ursinum	.	2.3	+	2.2-3	.
Carex silvatica	.	+.2	+.2	(+)	+⁰
Daphne mezereum	+	+	.	(+)	.
Euphorbia amygdaloides	+	+	.	+	.
Galeobdolon luteum	+	.	+	2.1	1.1
Isopyrum thalictroides	+	+	.	.	.
Mercurialis perennis	+	1.1	.	2.2-3	.
Neottia nidus-avis	.	+	+	.	+
Epilobium montanum	+	+	+	.	.
Paris quadrifolia	+	+	+	.	+
Pulmonaria obscura	+	1.1	1.2	1.1	1.1
Polygonatum multiflorum	+	2.2	+	(+)	(+)
Glechomax hirsuta	.	(+)	1.1	.	+
Sanicula europaea	+	1.1	+	.	+
Ranunculus lanuginosus	(+)	(+)	+	1.1	.
Impatiens noli-tangere	.	(+)	3.3-4	2.1-2	+⁰
Salvia glutinosa	.	1.1	1.1	(1.1)	.
Stachys silvatica	.	(+)	1.1	2.1-2	1.1
Milium effusum	+.2	+	+.2	.	.
Viola silvatica	+	1.1	.	.	.
Veronica montana	.	.	.	+	+
Primula elatior	.	+	+	+	+
Lysimachia nemorum	+	.		.	.
Symphytum tuberosum	+	+	.	.	.
Gatunki charakterystyczne klasy (Klassen-Charakterarten) *Querceto-Fagetea*					
Geranium Robertianum	.	+	2.1	+	+
Carex digitata	+.2	2.2	.	.	.
Corylus avellana b	(+)	+	+	(+)	3.2
Poa nemoralis	1.1-2	1.2	.	.	.
Cornus sanguinea c	.	(+)	(+)	(+)	1.1

Tabela 1 (c. d.)

Nr zdjęcia (Nummer der Aufnahme)		1	2	3	4	5
Fraxinus excelsior	a	.	.	.	(3.2)	.
	b	.	.	+	+	2.2
	c	.	.	+	.	1.1
Populus tremula	a	.	.	+	.	.
	b	.	.	.	.	+
	c	.	.	+	.	+
Cerasus avium	a	(+)	.	.	.	.
	b	.	(+)	.	.	+
	c	+	+	+	+	.
Picea excelsa	a	.	.	.	(+)	1.2
	b	.	.	.	1.1	.
Alnus incana	a	.	.	.	(+)	.
	b	.	.	.	(+)	+.2
Gatunki charakterystyczne zespołu (Assoziations-Charakterarten des) *Fagetum carpaticum* i związku (Verbands-Charakter. des) Fagion						
Fagus silvatica		5.4	4.3	(1.1)	(+)	+
Abies alba		1.1	(2.2)	3.3	3.1-2	(3.1)
Rubus hirtus		1.1	3.2-3	3.2-3	2.2	3.3
Polystichum lobatum		+	.	.	.	.
Dentaria bulbifera		1.1	(+)	+.2	+	2.2
Dentaria glandulosa		2.1	+	+	1.2-3	.
Symphytum cordatum		.	(+)	.	.	.
Gatunki wyróżniające podzespół z (Differentialarten d. Subassoziation von) *Lunaria rediviva*						
Lunaria rediviva		.	(+)	2.2	2.1-2	2.2-3
Urtica dioica		.	+	2.2	1.1	+
Petasites albus		.	+.2	+.2-3	1.1-2	.
Sambucus nigra	b	.	.	2.1-2	3.2	1.1
	c	.	.	.	+	.
Gatunki charakterystyczne zespołu (Assoziations-Charakterarten des) *Querceto-Carpinetum* i związku (Verbands-Charakterarten des) Fraxino-Carpinion						
Cerasus avium		+	+	+	+	+
Aegopidium podagraria		2.1	2.1	.	.	.
Ficaria verna		.	.	.	3.2-3	.
Carex pilosa		3.2-3	2.3-4	.	.	.
Stellaria holostea		2.2	3 2	.	.	.
Ranunculus cfr. *cassubicus*		.	.	.	(+)	.
Circaea lutetiana		+	+	+	1.1	.

T a b e l a 1 (c. d.)

Nr zdjęcia (Nummer der Aufnahme)		1	2	3	4	5
Gatunki towarzyszące (Begleiter)						
Athyrium filix-femina		1.1	+	(+.2)	2.1	1.1
Dryopteris filix-mas		1.1	2.2	+.2	2.1	+.2
Ajuga reptans		·	+	+	+	·
Acer platanoides	b	·	(+)	(+)	·	+
	c	+	+	+	·	·
Anthriscus nitida		·	(+)	+	1.1	·
Senecio Fuchsii		+	1.1	2.2	1.1	·
Senecio nemorensis		·	+	·	+	1.2
Oxalis acetosella		+	+	1.1	1.1	+
Majanthemum bifolium		2.1-2	+	+	·	·
Mycelis muralis		+	+	+	·	·
Hieracium cfr. *murorum*		+	+	·	·	·
Veronica chamaedrys		(+)	(+.2)	·	·	·
Galanthus nivalis		(+)	+	·	·	·
Melica uniflora		(+.2-3)	(+.2)	·	·	·
Dryopteris spinulosa		(+)	·	·	(+)	·
Valeriana tripteris		+.2	+	·	·	·
Stellaria nemorum		·	·	1.1	(+)	·
Melandrium rubrum		·	+	·	(+)	·
Lonicera xylosteum	b	·	·	·	1.1	+
Rubus idaeus	b	·	+.2	+	(+)	(+)
Sambucus racemosa	c	·	(+)	·	·	·
Catharinea undulata		2.2	·	·	·	·
Plagiothecium succulentum		1.2	·	·	·	·
Dicranella sp.		1.2	·	·	·	·
Polytrichum attenuatum		2.2	·	·	·	·

Gatunki sporadyczne (Sporadisch vorkommende Arten):

Alliaria officinalis 2, *Acer campestre* 4c, *Adoxa moschatellina* 4, *Arctium* sp. 2, 4, *Angelica silvestris* 2, *Betula verrucosa* 4a, *Bromus Benekenii* 2, *Bromus Benekenii* lub *Brachypodium silvaticum* 4, *Campanula trachelium* 1, *Cardamine impatiens* 5, *Chrysosplenium alternifolium* 4, *Cephalanthera longifolia* 1, *Clinopodium vulgare* 1, *Crataegus calycina* 4b, c, *Crataegus oxyacantha* 1c, *Digitalis ambigua* 2, *Evonymus europaea* 2c, *Fragaria vesca* 2, *Geranium phaeum* 2, *Galeopsis* sp. 1, 2, *Hieracium pilosella* 1, *Hypericum hirsutum* 2, *Hypericum perforatum* 1, *Juniperus communis* 2c, *Lamium maculatum* 2, *Luzula pilosa* 1, *Leontodon hastilis* 2, *Moehringia trinervia* 1, *Orchis maculata* 1, *Phyteuma spicatum* 3, *Prenanthes purpurea* 2, *Rubus* sp. 3c, *Scilla bifolia* 2, *Scrophularia nodosa* 1, *Taraxacum officinale* 2, *Tilia platyphyllos* 1b, 3c, *Valeriana sambucifolia* 2, *Viburnum opulus* 4b, c, *Vincentoxicum officinale* 2, *Veronica officinalis* 1, *Brachythecium* sp. 4, *Brachythecium velutinum* 1, *Bryum capilare* 1, *Cladonia* sp. 1, *Mnium stellare* 1, *Webera nutans* 1.

wa gatunków charakterystycznych związku *Fagion* i zespołu *Fagetum carpaticum (Fagus silvatica, Abies alba, Rubus hirtus, Polystichum lobatum, Dentaria bulbifera, D. glandulosa, Symphytum cordatum)* nad gatunkami charakterystycznymi dla związku *Fraxino-Carpinion* i zespołu *Querceto-Carpinetum (Aegopodium podagraria, Carex pilosa, Stellaria holostea). Carex pilosa* i *Stellaria holostea* występują tu jednak niekiedy z dużymi stopniami ilościowości.

Liczba gatunków w obydwu omawianych płatach jest ze względu na ich charakter przejściowy znaczna (rośliny kwiatowe: zdj. 1-58, zdj. 2-81).

Powyższe dane zdają się wskazywać, że w niższych położeniach na terenie Beskidu Niskiego *Fagetum carpaticum* zachowuje się podobnie jak poza Karpatami, np. na terenie Jury Krakowskiej, tj. wykształca się tylko w ekspozycji północnej. Panowanie *Querceto-Carpinetum*, a zatem i piętro pogórza, sięgało tu z natury w ekspozycjach zbliżonych do północnych, być może po 400 m n.p.m., podczas gdy w ekspozycjach zbliżonych do południowych rozciągać się mogło aż ponad 600 m n.p.m. Wyżej, tj. w najniższym pasie regla dolnego występowały prawdopodobnie, przynajmniej na północnych stokach Cergowej Góry, z natury lasy ze znacznym udziałem jodły. Powyżej 500 m n.p.m. w ekspozycji północnej, a 650 m n.p.m. w ekspozycjach zbliżonych do południowych występują już typowe buczyny karpackie z panującym bukiem.

Oprócz typowych płatów znajdujemy zarówno na Cergowej Górze, jak i na Pietrosie zbiorowisko, które zaliczamy również do zespołu *Fagetum carpaticum*, a które jednak odbiega tak pod względem ekologicznym, jak i florystycznym od typowo wykształconych płatów tego zespołu. Zbiorowisko to reprezentują zdjęcia 1—10 z tab. 2. W zdjęciach tych z dużą stałością, nie mniejszą niż w płatach typowych, występują wszystkie gatunki charakterystyczne dla zespołu *Fagetum carpaticum (Dentaria glandulosa, Polystichum Braunii, Symphytum cordatum)* i dla związku *Fagion*. Jednocześnie jednak w warstwie drzew znajdujemy obok buka jawor, który osiąga tu dużą stałość, niekiedy nawet przeważa ilościowo i buduje drzewostan (zdj. 2), oraz jesion i wiąz górski. Oba ostatnie gatunki mogą również wysuwać się ilościowo na pierwszy plan (*Fraxinus excelsior* zdj. 8, 9, 10, *Ulmus scabra* zdj. 1). Natomiast jodła odgrywa w tych płatach ilościowo małą rolę, zwłaszcza w warstwie drzew; w niektórych płatach (zdj. 7, 8, 9) brak jej nawet zupełnie. Spośród gatunków warstwy zielnej wspomniane zbiorowisko wyróżniają od typowego *Fagetum carpaticum: Lunaria rediviva, Phyllitis scolopendrium, Petasites albus, Aegopodium podagraria, Urtica dioica, Chrysosplenium alternifolium* i *Sambucus nigra*. Dołączyć do nich należy także i *Allium ursinum*, spotykane przez nas stale (w 9/10 zdjęć), ale występujące również w podzespole *Fagetum carpaticum allietosum*. Uznajemy omawiane zbiorowi-

sko za nowy podzespół: *Fagetum carpaticum lunarietosum;* nawiązuje on wyraźnie do zespołu *Phyllitido-Aceretum* opisanego ze Szwajcarii, i to do jego podzespołu z *Lunaria rediviva* (M o o r 1951, K u o c h 1954). Z terenu Polski analogiczny, a może nawet ten sam zespół został podany z terenu Jury Krakowskiej pod nazwą *Acereto-Fraxinetum* i zaliczony do związku *Fraxino-Carpinion* (M e d w e c k a - K o r n a ś 1952). Zdaje się jednak nie ulegać wątpliwości, że zdjęcia wspomnianych zbiorowisk pochodzące zarówno z Jury Krakowskiej, jak i z okolic Dukli przynależą do związku *Fagion*. Ich odrębność florystyczna i ekologiczna jest wyraźna, chodzi jedynie o ich stanowisko i rangę systematyczną. W przypadku płatów z Beskidu Niskiego nie wydaje się wskazane zaliczenie ich do zespołu *Phyllitido-Aceretum*. Gdybyśmy tak postąpili, wyodrębnilibyśmy zespół, który miałby zaledwie 2 gatunki charakterystyczne, w tym 1 bardzo rzadki, o bardzo niskim stopniu stałości (w naszych płatach 20%). Natomiast zespół *Fagetum carpaticum* straciłby wówczas wszystkie bez wyjątku gatunki charakterystyczne, wszystkie bowiem przechodzą — z niemniejszą stałością i ilościowością — do płatów z *Lunaria rediviva*. Poza tym płaty przez nas zbadane są wyraźnie pośrednie pomiędzy szwajcarskim *Phyllitido-Aceretum*, a typowym *Fagetum carpaticum*. Zaliczenie ich do tego ostatniego w randze podzespołu nie jest zresztą zupełną nowością; w analogiczny bowiem sposób wyodrębnił już M o o r (wg E t t e r a 1947) podzespół *Fagetum silvaticae lunarietosum*; ponadto tak sam M o o r (1951), który opisał zespół *Phyllitido-Aceretum*, jak i K u o c h (1954), wskazują na jego bliskie pokrewieństwo z *Fagetum silvaticae*. Wyróżnienie na terenie Beskidu Niskiego podzespołu *Fagetum carpaticum lunarietosum* nie przesądza, rzecz jasna, sprawy istnienia lub braku osobnego zespołu *Phyllitido-Aceretum* w innych częściach Polski.

Jawor, jak to podkreślono, występuje w wyróżnionym przez nas podzespole z większą stałością i ilościowością niż w typowej buczynie karpackiej. Ta okoliczność nie może jednak zaważyć zbyt silnie na określeniu przynależności systematycznej omawianego zbiorowiska, wydaje się bowiem, iż mamy w tym przypadku do czynienia z tzw. l o k a l n y m p ł o d o z m i a n e m. Zagadnieniem tym zajmował się bliżej Š i m á k (1951), który badania swe przeprowadzał na terenie Jury Szwajcarskiej. Badane przez niego zjawisko polega na tym, że pod drzewostanem macierzystym z przewagą jodły lepiej odnawia się i rozwija świerk; skutkiem tego w drugim pokoleniu powstaje drzewostan z przewagą świerka, pod którym z kolei lepiej odnawia się jodła. Być może, iż w naszym przypadku dzieje się podobnie z bukiem i jaworem. Jak wynika ze zdjęć, pod drzewostanami bukowymi dobrze odnawia się jawor, pod jaworowymi natomiast buk. Toteż na całkiem podobnych siedliskach z analogiczną roślinnością runa możemy napotkać tuż obok drzewostanów jawo-

rowych drzewostany bukowe (zdj. 2 i 3). Wszystko to wskazuje na pewnego rodzaju wahadłową sukcesję zachodzącą w obrębie płatów tego samego zespołu.

W podzespole z *Lunaria rediviva* zwarcie koron drzew jest zazwyczaj duże i dochodzi do 90%. Warstwa krzewów, w odróżnieniu od typowego *Fagetum*, osiąga nawet w drzewostanach dojrzałych pokrycie 20—30%. Stanowi ją poza odnawiającym się bukiem i jaworem głównie *Sambucus nigra*. W dwóch zdjęciach podszycie tworzy kłokoczka południowa (*Staphylea pinnata*). Mchów brak w ogóle lub też występują jedynie sporadycznie i nie mają żadnego znaczenia dla charakterystyki podzespołu.

Jeśli idzie o warunki glebowe, w jakich rozwija się omawiany podzespół, to znajdujemy go zarówno na stromych zboczach o nachyleniu dochodzącym do 45°, o glebie wilgotnej zalegającej na gruchotach, jak i na miejscach bardziej połogich o nachyleniu 5—10° pod szczytem Cergowej Góry, na glebie świeżej zbliżonej do gleb typowych buczyn. Dno lasu zalega zazwyczaj 1—2 cm warstwa ściółki nie rozłożonej, pod nią 0,5—1 cm ściółki częściowo rozłożonej. Miejscami leżą mniejsze i większe bloki piaskowca lub jego okruchy. Do głębokości ± 20 cm znajdujemy warstwę mineralno-próchniczną, barwy ciemno-brunatnej, najczęściej gliniastą, świeżą, o strukturze gruzełkowatej. Poniżej ± 20 cm barwa gleby staje się żółto-brunatna i znajdują się w niej liczne, wietrzejące okruchy piaskowca, burzące zazwyczaj (na Cergowej Górze — nie na Pietrosie) z 10% HCl. Powyższe cechy pozwalają przypuszczać, że podzespół z *Lunaria rediviva* rozwija się prawdopodobnie na niedojrzałych glebach typu brunatnego.

Omawiany podzespół zajmuje znaczne powierzchnie na północnych zboczach Cergowej Góry od wysokości ±500 m do 700 m n.p.m., ponadto na Pietrosie. Jak wynika z danych zawartych w literaturze, nie występuje on w Sądeczyźnie (Pawłowski 1925), ani też na terenie Gorców (Medwecka-Kornaś 1955), Beskidu Małego (Myczkowski msk.) i Babiej Góry (Walas 1933). Lasy Beskidu Niskiego wykazują zatem pewną odrębność w stosunku do wymienionych pasm, natomiast nawiązują wyraźnie do Bieszczadów, gdzie podobnie wykształcone lasy dolnoreglowe spotyka się dosyć pospolicie.

Powierzchnie zajmowane przez zespół *Fagetum carpaticum lunarietosum* przedstawiają dla gospodarki leśnej siedliska bardzo cenne ze względu na występowanie jawora, jesiona i brzostu. Gatunki te dobrze się tu odnawiają; zwłaszcza jawor odznacza się strzałami gonnymi, dochodzącymi do znacznych rozmiarów.

Typowe płaty *Fagetum carpaticum* z Beskidu Niskiego reprezentują dwa zdjęcia (11 i 12). Brak w nich z reguły, podobnie zresztą jak i w płatach z *Lunaria rediviva*, świerka, jeśli zaś występuje, to został sztucznie

wprowadzony; Beskid Niski leży bowiem w obrębie śródkarpackiej dysjunkcji świerka (Wierdak 1927, Mamakowa msk.). Z V stopniem całości występuje w nich natomiast wschodnio-karpacki gatunek *Glechoma hirsuta*. Dla porównania zdjęć z okolic Dukli zestawiono w tabeli 2 pięć niepublikowanych zdjęć z innych części Beskidów (Beskid Mały, Polica). Trzy z nich należą do typowego podzespołu *Fagetum carpaticum*, dwa zaś do podzespołu *F. c. allietosum*.

Wszystkie wymienione cechy, a więc występowanie na terenie Beskidu Niskiego podzespołu *lunarietosum* i gatunków wschodnio-karpackich jak *Glechoma hirsuta* oraz brak świerka w lasach regla dolnego zbliżają lasy tego obszaru do lasów bieszczadzkich, wyróżniając je od lasów beskidzkich położonych dalej na zachód.

Rozpowszechnienie *Fagetum carpaticum lunarietosum* na Cergowej Górze, gdzie piaskowce są dość bogate w $CaCO_3$, może nasuwać przypuszczenie, że podzespół ten związany jest właśnie z tego rodzaju podłożem. Przeciwko temu świadczy jednak jego występowanie na Pietrosie, na piaskowcach nie burzących z 10% HCl, a także na ubogich w wapno piaskowcach w Bieszczadach.

Zdjęcia zawarte w tabeli 2 pochodzą z następujących stanowisk:

1. Północne stoki Cergowej Góry koło studni św. Jana. Żleb o stromych ścianach, nieco wyżej sterczą nagie, wietrzejące i rozpadające się skałki piaskowcowe. Drzewostan różnowiekowy. Gleba świeża, ciemnobrunatna, na gruchocie.

2. W pobliżu zdjęcia 1. Górna część zbocza, około 50 m poniżej lokalnego grzbiecíku. Drzewostan jaworowy z domieszką buka i klonu, podszycie tworzy kłokoczka. Dno lasu zalega wilgotna, do 3 cm gruba warstwa ściółki bukowo-jaworowej pozlepiana w pakieciki. Pod nią 0,5 cm warstwa częściowo rozłożonych liści bez wyraźnej struktury. Do głębokości 15 cm warstwa mineralno-próchniczna, brunatnoszara, świeża, gliniasta, o strukturze gruzełkowatej. Na głębokości 15 cm okruchy piaskowca, który bardzo silnie burzy się z 10% HCl. Poniżej glinka żółtobrunatna, świeża. Przejścia między warstwami łagodne. Kopano do głębokości 30 cm.

3. Tuż obok zdjęcia 2. Drzewostan bukowy z podszyciem kłokoczki, która dorasta do wysokości 2,20 m. Gleba podobna jak w płacie poprzednim. W miejscach nieco prześwietlonych nadzwyczaj bujnie rośnie *Lunaria rediviva*.

4. Zachodnie zbocze Pietrosa. Około 10 m szeroki pas o nachyleniu do 40° w obrębie typowego *Fagetum carpaticum*. Gruchot skalny, wilgotny, pokryty cienką warstewką ściółki. Między kamieniami: 2 cm wilgotnych liści bukowych, 1—2 cm liści rozłożonych, do 20 cm warstwa mineralno-próchniczna, świeża, gliniasta, gruzełkowata, odcina się od warstwy leżącej poniżej 20 cm, gliniastej, żółtej, z okruchami wietrzejącego piaskowca, który nie burzy z HCl. Burzył jedynie jeden okruch obok *Phyllitis scolopendrium*.

5. Północno-wschodnie (ENE) zbocze pod samym szczytem Pietrosa. Na dnie lasu duże kamienie pokryte mchami. Gleba płytka ze znacznym udziałem części szkieletowych. 2 cm ściółki nie rozłożonej, pod nią 0,5 cm ściółki częściowo rozłożonej, następnie 3—4 cm gruba warstwa ciemnoszara, a niżej jeszcze glinka żółtobrunatna

Tabela 2

Fagetum carpaticum

Nr zdjęcia (Nummer der Aufnahme)		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Stałość w zdjęciach Stetigkeit in Aufnahmen	11	12	13	14	15	16	17
Data (Datum)		14.6.1955			15.6.1955	16.6.1955							15.6.1955		14.5.1955				15.5.1954
Pasmo beskidzkie (Beskiden-Kette)		Beskid Niski											Beskid Niski		Beskid Mały				Polica
Miejscowość (Ortschaft)		Cergowa Góra			Pietros	Cergowa Góra							Pietros		Madohora			Jaworzyna	Naroże
Wzniesienie n.p.m. (Höhe m. ü. S.)	m	520	600	590	590	710	700	705	705	710	705		710	640	850	840	720	800	960
Ekspozycja (Exposition)		NW	N	NNW	SWS	ENE	SW	E	N	NEN	SE		E	SWS	ENE	ENE	NE	SWS	NEN
Nachylenie (Neigung)	°	40-50	20-25	20	30	5-7	15	15	40	25	10-12		10	10	25	10	45	2-3	25
Zwarcie koron (Schlussgrad d. Baumschicht)	%	90	90	90	90	90	85-90	90	70	80-90	80		90	75	85	75	95	50-60	80
Zwarcie podszycia (Deckungsgrad d. Strauchschicht) %		30	30	25-30	25	10	25	25	80	60	40		10	10	—	—	—	—	—
Pokrycie runa (Deckungsgrad d. Krautschicht)	%	75	75	75	80	90	85	80	90	100	60		60	35	25	70	30	90	75
Warstwa mchów (Moosschicht)	%	—	—	—	—	—	—	—	<1	<1	<1		—	—	—	—	<1	—	—
Wysokość drzew (Höhe d. Bäume) m		25	25	25	26	12-15	15	10	15	10-12	10		18-20	30	20	20	25	20	20
Pierśnica maksymalna (Max. Durchmesser) cm		·	70	70-80	90	50	30	·	·	25	·		50	120	40	40	35	·	60
Przeciętna pierśnica (Durchschnittlicher Durchmesser) cm		25-30	35	·	50	20-30	20	12-15	15	10-15	·		30	·	20	30	·	·	40
Powierzchnia zdjęcia w arach (Aufnahmefläche — Aren)		1(3)	1(5)	1(6)	1(5)	1(6)	1(10)	1(1.5)	1(3)	1(8)	1(4)		1(2)	1(4)	1(5)	1(2)	1(2)	2.5	1
Podzespół (Subassoziation)		lunarietosum												typicum				allietosum	
Drzewa (Baumarten)																			
Fagus silvatica	a	·	(1.1)	5.3-4	5.3	4.3	3.1-2	4.4	·	·	4.3	IV	3.3	4.3	5.3	4.3	3.2	3.2	5.3
	b	+	+	(+)	2.2	(+)	2.2	+	1.1	2.2	2.1-2	(V)	+	+	(+)	·	·	·	·
	c	·	(+)	(·)	·	·	·	·	·	·	·	(I)	·	+	·	·	+	+	·
Acer pseudoplatanus	a	(+)	5.3	·	·	2.1-2	3.2	1.2	(+)	1.2	2.1	IV	3.3	·	1.1	1.1-2	1.1	2.2	·
	b	·	·	+	2.1-2	·	+	1.2	2.1	3.2	·	(III)	·	+	·	·	·	+.2	·
	c	+	·	+	·	(+)	+	+	+	+	+	(IV)	(+)	·	2.1	2.1	1.1	+	·
Ulmus scabra	a	3.2-3	·	(+)	·	(+)	·	·	2.1	1.1	1.1	III	·	·	·	·	·	·	·
	b	1.1	·	(+)	·	(+)	·	·	2.1	·	1.1	(III)	1 1	·	·	·	·	·	·
	c	+	+	(+)	·	·	+	·	+	+	+	(IV)	+	·	·	·	·	·	·
Fraxinus excelsior	a	·	·	·	·	·	1.1	+	3.2	4.3	3.1	III	·	·	·	·	·	·	·
	b	·	·	·	·	·	1.1	1.2	(+)	+	·	(II)	·	·	·	·	·	·	·
	c	·	·	·	·	·	1.1-2	·	+	(+)	1.1	(II)	·	·	·	·	·	·	·
Abies alba	a	·	(+)	(+)	(1.1)	(1.1)	·	·	·	·	+	II	+	3.2	1.1	·	(1.1)	·	·
	b	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·
	c	( )	+	·	+	·	(+)	·	·	·	·	(II)	(+)	+	+	·	+	·	+
Acer platanoides	a	2.1	(1.1)	(+)	·	·	·	·	·	·	·	II	·	·	·	·	·	+	·
	b	·	+	+	( )	·	·	·	+	·	·	(II)	·	·	·	·	·	·	·
	c	+	+	+	·	·	·	·	·	+	·	(II)	(+)	+	·	·	·	·	·
Tilia platyphyllos	a	(+)	(+)	·	·	·	·	·	·	·	·	I	·	·	·	·	·	·	·
	b	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	(I)	·	·	·	·	·	·	·
	c	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	(I)	·	·	·	·	·	·	·
Picea excelsa	a	·	·	·	·	·	·	·	·	·	(+)	I	·	·	(1.1)	+	(+)	+	·
	b	1.1	·	·	·	·	+	+	·	·	+	(II)	(+)	·	(+)	·	·	·	+
	c	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	+	·	(+)	·	·
Gatunki charakterystyczne dla zespołu (Assoziations-Charakterarten) *Fagetum carpaticum*																			
Symphytum cordatum		3.2-3	2.2	3.2-3	+.2	4.3-4	2.3	1.1-2	+	3 3	3.4	V	1.2	(+)	·	·	·	·	3.2-3
Dentaria glandulosa		2.1	2.1	3.2-3	2.1	(+)	2.2	+	·	·	+.1-2	IV	·	2.2	2.1-2	(+)	3.2	+	·
Polystichum Braunii		1.1-2	1.1	(+)	+	·	·	·	·	+	·	III	+	+	·	·	1.1	·	·
Symphytum cordatum × tuberosum		·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	I	·	·	·	·	·	·	·
Gatunki wyróżniające podzespół (Differentialarten der Subassoziation) *F. c. lunarietosum*																			
Lunaria rediviva		2.1	3.3	2.1-2	4.4	1.1-2	+	1.2	2.1-2	3.2	+	V	·	(+)	·	·	·	·	·
Phyllitis scolopendrium		(+)	·	·	(·)	·	·	·	·	·	·	I	·	·	·	·	·	·	·
Acer pseudoplatanus[1]		(+)	5.3	+	2.1-2	2.1-2	3.2	1.2	( )	1.2	2.1	V	3.3	+	1.1	1.1-2	1.1	2.2	+
Fraxinus excelsior		·	·	·	·	·	1.1	+	3.2	4.3	3.1	III	·	·	·	·	·	·	·
Ulmus scabra		3.2-3	·	(+)	·	(+)	·	·	2.1	1.1	1.1	III	1.1	·	·	·	·	·	·
Sambucus nigra	b	1.1	+	1.1-2	1.1	(+)	+	+	·	(+)	·	IV	·	·	·	·	·	+	·
	c	·	·	·	+	·	(+)	+	+	(+)	+	(III)	·	·	·	·	·	·	·
Aegopodium podagraria		1.1	·	·	·	1.1	2.2-3	2.2	1.1-2	1.1	+	IV	+	·	·	·	·	·	·
Urtica dioica		+	+	+.1-2	+	1.2	·	+	+	+	·	IV	2.1	(+)	·	·	·	·	·
Chrysosplenium alternifolium		(+.2)	+	1.2	(·)	(+)	·	·	+.2	1.1	·	IV	·	·	·	·	·	+	+
Petasites albus		3.3	2.2	2.1-2	1.2	3.2	·	·	+.2	·	·	III	·	·	·	·	+	·	·
Gatunki charakterystyczne związku (Verbands-) *Fagion i rzędu (und Ordnungs-Charakterarten) *Fagetalia*																			
Allium ursinum		2.1	3.3	+.2-3	·	+.2	2·2	4.4	5.4	5.5	2.2	V	·	·	·	·	·	5.5	4.4
Glechoma hirsuta		1.1	+	+	1.1	+.2	+	+	·	(+)	1.2	V	2.2	·	·	·	·	·	·
Actaea spicata		1.1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	·	·	·	·	+.2	·	+
Asperula odorata		·	2.1	2.2	2.1-2	3.2-3	+	+.2	1.2	+.2	2.2	V	2.3	1.1	(1.1-2)	·	2.1-2	+	+
Galeobdolon luteum		1.1	2.1	2.1-2	2,2	2.1-2	2.2	+	1.1-2	2.1-2	2.1-2	V	2.1-2	1.1-2	1.1	1.1	1.1	+	1.1
Paris quadrifolia		+	1.1	+	+	(·)	+	·	+	+	+	V	+	+	1·1	+	1.1-2	·	·
**Fagus silvatica*		+	1.1	5.3-4	5.3	4.3	3.1-2	4.4	1.1	2.2	4.3	V	3.3	4.3	5.3	4.3	3·2	3.2	5.3
**Rubus hirtus*		+	·	+	1.2	2.1-2	1.1	+	+	·	+	IV	3.2	2.1	(+)	·	·	+	·

[1] Przy drzewach, wyszczególnionych po raz drugi jako charakterystyczne lub wyróżniające, podano tylko jedną (najwyższą) cyfrę ilościowości wzgl. pokrycia bez wyróżniania warstw.

6. Nieco poniżej szczytu Cergowej Góry, na wschód od głównego grzbietu. Drzewostan najprawdopodobniej odroślowy. Gleba: 2—3 cm — warstwa ściółki nie rozłożonej, 1 cm ściółki rozłożonej, 5—6 cm — warstwa mineralno-próchniczna, świeża, gliniasta, poniżej brązowa glinka z domieszką części piaszczystych.

7. W pobliżu poprzedniego zdjęcia, warunki siedliskowe zbliżone. Gleba: 1,5 cm ściółki nie rozłożonej, 1 cm ściółki rozłożonej, warstwa mineralno-próchniczna ciemnobrunatna, świeża, gliniasta sięga do głębokości 20 cm, znajdujemy w niej drobne okruchy piaskowca silnie burzące z HCl.

8. Północny stok Cergowej Góry około 200 m na wschód od głównego grzbietu, około 6 m poniżej grani. Nieznaczna zaklęsłość terenu. Drzewostan odroślowy, tu i ówdzie pnie po ściętych drzewach. Widoczne pojedyncze kamienie. Gleba świeża, ciemnobrunatna, mineralno-próchniczna. Tylko miejscami leżą pojedyncze, na wpół rozłożone liście.

9. Pas równoległy do grani pod samym szczytem Cergowej Góry. Drągowina jesionowa z domieszką jaworu i brzostu. Większość drzew, przede wszystkim jesionów, odroślowa; skupiają się one wokół ściętych pni. Roślinność zielna bardzo bujna układa się w dwie wyraźne warstwy: wyższą tworzy *Lunaria rediviva*, niższą zaś *Allium ursinum*. Gleba świeża, z licznymi dżdżownicami, zewnętrzna warstwa czarnobrunatna, pod nią żółtobrunatna z okruchami piaskowca, który burzy z HCl. Ściółki brak niemal zupełnie, tylko miejscami pojedyncze rozkładające się liście.

10. W pobliżu zdjęcia 9. Drzewostan i gleba jak w płacie poprzednim.

11. Pod szczytem Pietrosa, poniżej skałek sterczących w grani. Dno lasu zalega duża ilość bloków piaskowcowych o średnicy przekraczającej 50 cm. Drzewostan bukowo-jaworowy, młody, prawdopodobnie odroślowy. Strzały buków silnie pokręcone i słabe. Mchy jedynie na kamieniach. W ich szczelinach liczne okazy *Polypodium vulgare* i *Sedum fabaria*. Pomiędzy gruchotem tu i ówdzie nieco ściółki częściowo rozłożonej, pod nią natomiast brunatnożółta warstwa mineralno-próchniczna z okruchami piaskowca, który nie burzy z HCl.

12. Zachodnie stoki Pietrosa, na garbie opadającym ku WSW. Na dnie lasu duże głazy piaskowcowe. Jodły osiągają wysokość do 35 m i 1,20 m pierśnicy; szczyty niektórych uschłe lub usychające. Buki dochodzą do 20 m wysokości i do 40 cm średnicy.

13. Rozległa zaklęsłość z lekkimi wygarbieniami na północnym zboczu Madohory. Mchy jedynie na kamieniach. Runo w chwili robienia zdjęcia pokrywało zaledwie 25% powierzchni, resztę zalegała ściółka, a tu i ówdzie sterczały odłamki piaskowców. Gleba: 2 cm ściółki nie rozłożonej, 1 cm częściowo rozłożonej i rozkładającej się, poniżej warstwa mineralno-próchniczna, czarnobrunatna, silnie poprzerastana korzeniami roślin, przechodzi łagodnie w warstwę gliny barwy szarożółtej, świeżej, z okruchami piaskowca. Kopano do 30 cm.

14. Około 10 m poniżej poprzedniego zdjęcia, na samym dnie zaklęsłości. Miejsce silniej nawodnione od poprzedniego.

15. Uroczysko pod Wykopą, zbocze północno-zachodnie. Górna część dolinki, około 100 m poniżej grzbietu, w pobliżu strumyka.

16. Pasmo Jaworzyna—Królowa Wyżnia, nieco poniżej schroniska. Niewielka powierzchnia na zboczu w miejscu nagłego załamania spadku.

17. Pasmo Policy, w pobliżu Naroża. Niewielka zaklęsłość na zboczu około 35 m długa, a 3—4 m szeroka. Czosnek niedźwiedzi tworzy zwarty kobierzec ostro odcinając się od sąsiednich płatów. Tylko miejscami na powierzchni gleby bardzo cienka warstewka rozkładającej się ściółki bukowej. Do głębokości 25 cm gleba ciemna, świeża, pulchna, pH z głębokości 10 cm (Hellig) — około 6.

UWAGI OGÓLNE

Karpaty należą do najlepiej zbadanych pod względem florystycznym części Polski. Jednakże dotyczy to tylko kilku pasm wyższych lub ważniejszych (Tatry, Pieniny, Babia Góra, Gorce, Sądeczyzna). Natomiast znajomość flory pasm niższych, które powierzchniowo stanowią przeważną część naszego terenu karpackiego, jest jeszcze ciągle nie wystarczająca, a ich zespoły roślinne nie są w ogóle opracowane. Spośród tych niższych, słabo poznanych pasm, szczególnie interesującym ze względu na swe położenie geograficzne jest Beskid Niski. Ograniczony od zachodu Przełęczą Tylicką, od wschodu Przełęczą Łupkowską oraz dolinami Laborczy i Osławy, leży na największym obniżeniu łuku karpackiego stanowiąc obszar przejściowy między Karpatami Zachodnimi i Wschodnimi. Spotykane w literaturze dane odnoszące się do roślinności tej części Beskidów są nieliczne i przeważnie fragmentaryczne (K n a p p 1869, K o t o w i c z 1877, W o ł o s z c z a k 1893, P i e c h 1927, 1929, 1930).

Z terenem tym wiąże się niejednokrotnie już podejmowane zagadnienie geobotanicznej granicy między Karpatami Zachodnimi i Wschodnimi. Wydaje się oczywistym, że granica ta powinna przebiegać na odcinku największego naturalnego obniżenia Karpat, a więc w obrębie Beskidu Niskiego lub też na jednym z jego krańców. Takie jest zdanie przeważającej większości botaników pracujących w Karpatach. Byli wprawdzie badacze, którzy prowadzili tę granicę znacznie dalej na wschód: przez Przełęcz Użocką (D o m i n 1938, 1940, 1941) lub nawet przez Przełęcz Jabłonicką (Z a p a ł o w i c z 1909). Jednakże pozostali oni zupełnie osamotnieni.

Sprawa geobotanicznej granicy Zachodnich i Wschodnich Karpat wydaje się zatem w zasadzie rozstrzygnięta. Jednakże dokładne jej wyznaczenie jest ciągle zagadnieniem otwartym i nasuwa poważne trudności. Żadnej wątpliwości nie może ulegać przynależność do Karpat Zachodnich Sądeczyzny, poczynając od Pasma Jaworzyny tj. od Przełęczy Tylickiej. Przemawia za tym obecność gatunków zachodnio-karpackich, jak *Gentiana lutescens* (P a w ł o w s k i 1925), dalej na zachód w paśmie Radziejowej także *Luzula flavescens* (K o r n a ś i M e d w e c k a-K o r n a ś msk.), przede wszystkim zaś obecność gatunków, wykazujących tzw. dysjunkcję śródkarpacką, tj. takich, których brak na przestrzeni od Przełęczy Tylickiej aż po odległe pasma wschodnio-karpackie, jak *Senecio subalpinus*, *Poa alpina*, *Sagina Linnaei*, *Salix elaeagnos* (= *incana*) i in. Bardzo ważnym gatunkiem wykazującym dysjunkcję śródkarpacką jest także *Picea excelsa* (W i e r d a k 1927); pospolita w Sądeczyźnie, nie występuje w całym Beskidzie Niskim, pojawiając się z kolei do-

piero w Bieszczadach Zachodnich pojedynczo, a we Wschodnich obficiej. Z drugiej strony Bieszczady Zachodnie, na wschód od Przełęczy Łupkowskiej, należą z całą pewnością do Karpat Wschodnich. Świadczy o tym występowanie w nich całego szeregu gatunków wschodnio-karpackich (J a s i e w i c z i Z a r z y c k i 1956, P a w ł o w s k i msk.); zaraz na wschód od Osławy pojawia się *Cirsium Waldsteinii*, dalej zaś, na wschód od Solinki: *Euphorbia carpatica, Alnus viridis, Dianthus compactus, Aconitum tauricum*, ssp. *nanum, Viola dacica, Lathyrus laevigatus, Laserpitium alpinum, Campanula abietina, Telekia speciosa, Senecio papposus, Centaurea Kotschyana, Scorzonera rosea, Veratrum album.*

Beskid Niski w porównaniu z sąsiadującymi z nim pasmami: Beskidem Sądeckim i Bieszczadami jest znacznie niższy, a co za tym idzie uboższy w górskie gatunki. Skutkiem tego roślinność Beskidu Niskiego nie wykazuje wyraźnych cech wschodnio- ani zachodnio-karpackich i ma charakter wybitnie przejściowy. Co do jej przynależności geobotanicznej i związanej z tym ściśle sprawy geobotanicznej granicy Karpat Zachodnich i Wschodnich zachodzą cztery możliwości, które podajemy poniżej:

1) Można prowadzić geobotaniczną granicę, o której mowa, przez Przełęcz Dukielską, jak to proponował K o t u l a (1881), opierając się głównie na danych ogólnogeograficznych. Do koncepcji tej przychylił się potem P a w ł o w s k i (1948), po odnalezieniu przez P i e c h a (1930) tuż na wschód od doliny Jasiołki jeszcze dwóch wschodnio-karpackich roślin: *Aconitum paniculatum* i *Carex transsilvanica* obok dwóch dawniej już stamtąd znanych: *Scopolia carniolica* i *Aposeris foetida* (K n a p p 1869). Jak kruche były tego podstawy, okazało się rychło, gdy M o t y k a (1956) znalazł *Carex transsilvanica* w okolicach Grybowa. Wiadomo nam również o istnieniu nie ogłoszonego dotąd stanowiska tej rośliny, wysuniętego jeszcze znacznie bardziej na zachód. Poza tym przez przyjęcie granicy na Przełęczy Dukielskiej Beskid Niski zostaje podzielony na dwie części i przyłączony do dwóch zupełnie odrębnych jednostek geobotanicznych, chociaż wiele przemawia za tym, że pasmo to przedstawia dość jednolitą całość. Toteż P a w ł o w s k i (msk.) powrócił ostatnio do poglądu wymienionego w punkcie 2.

2) W o ł o s z c z a k (1895, 1908), a po nim P a x (1898, 1908), D o m i n (1931), S o ó (1930) prowadzą geobotaniczną granicę Karpat Zachodnich i Wschodnich Przełęczą Łupkowską oraz dolinami Laborczy i Osławy. Bezpośrednio na wschód od tej granicy roślinność ma już charakter niewątpliwie wschodnio-karpacki, natomiast położony na zachód od niej, a przyłączony w całości do Karpat Zachodnich obszar Beskidu Niskiego nie ma wyraźnych cech zachodnio-karpackich. Z górskich gatunków zachodnio-karpackich jest pospolite tutaj tylko *Galium rotundifolium*, które jednak przekracza znacznie omawianą granicę, a pojedyn-

czymi placówkami sięga daleko w Karpaty Wschodnie. To samo trzeba powiedzieć o paru zachodnich roślinach niegórskich: *Crataegus oxyacantha* znany jest z Beskidu Niskiego po okolice Sanoka, ale jeszcze dalej na wschód wysunięte są jego stanowiska na pogórzu, sięgające poza Przemyśl (S z a f e r 1923, B a t k o 1938). Jest bardzo prawdopodobne, że znajdą się one także i w pasmach nieco wyższych na południe od Przemyśla. *Hypericum humifusum* sięga odosobnionymi placówkami po Karpaty Stryjskie (W o ł o s z c z a k 1893); *Pedicularis silvatica* po Karpaty Pokuckie; *Hypochaeris glabra* po podnóże Karpat Stryjskich (C z e c z o t t o w a 1928). *Lycopodium inundatum* znany jest tylko z oderwanych stanowisk w okolicy Krosna. Gatunki te nie stanowią zatem istotnego oparcia dla przyłączenia Beskidu Niskiego do Karpat Zachodnich.

3) Trzecia możliwość, nie brana dotychczas pod uwagę, jest jakby odwrotnością poglądu omówionego pod 2); można by mianowicie poprowadzić geobotaniczną granicę Karpat Zachodnich i Wschodnich przez Przełęcz Tylicką. Na zachód od niej ciągnęłyby się wówczas pasma o roślinności zdecydowanie zachodnio-karpackiej, na wschód natomiast Beskid Niski, przyłączony jako całość do Karpat Wschodnich, mimo swego przejściowego charakteru. Pewne znaczenie dla przyjęcia tej koncepcji mogłyby mieć gatunki: *Carex transsilvanica, Aposeris foetida, Scopolia carniolica*, a być może także i parę innych, gdyby się okazało, że w Beskidzie Niskim są one rozpowszechnione, a występowanie ich w pasmach dalej na zachód leżących ma tylko charakter wyspowy. *Festuca drymeja* (= *montana*), według dotychczasowych wiadomości oddzielająca Beskid Niski od Beskidu Sądeckiego, traci dla powyższego zagadnienia znaczenie, gdyż w południowych Karpatach sięga ona daleko na zachód (D o s t á l 1950).

4) W rachubę mogłaby wchodzić jeszcze inna ewentualność — pozostawienie Beskidu Niskiego jako terenu przejściowego bez określonej przynależności. Karpaty Zachodnie sięgałyby w tym przypadku na wschodzie po Przełęcz Tylicką, Karpaty Wschodnie zaczynałyby się od Przełęczy Łupkowskiej. Ze względów jednakże praktycznych możliwość ta jest nie do przyjęcia, gdyż tego rodzaju wyodrębnienie Beskidu Niskiego w obrazie kartograficznym nasunąć by mogło mniemanie, że uważa się go niesłusznie obok Karpat Zachodnich i Wschodnich za trzecią równorzędną jednostkę geobotaniczną.

Jest bardzo prawdopodobne, że ważna rola w definitywnym rozwiązaniu omawianego problemu przypadnie socjologii roślin. Dość interesujące są pod tym względem obserwacje, jakie zrobiliśmy w czasie naszej wycieczki. Stwierdziliśmy, że podzespół *Fegetum carpaticum lunarietosum* jest w okolicach Dukli bardzo rozpowszechniony i zajmuje dość rozległe przestrzenie, natomiast w pasmach ciągnących się dalej na zachód

albo brak go zupełnie (jak wydaje się na podstawie danych z literatury), albo też odgrywa tam całkiem podrzędną rolę. Wskazywałoby to na dużą odrębność lasów Beskidu Niskiego — a przynajmniej okolic Dukli — w stosunku do Beskidu Zachodniego, a równocześnie na ich podobieństwo do lasów Bieszczadów, w których *Fagetum carpaticum lunarietosum* jest spotykane. Nie bez znaczenia także jest zachowanie się w Beskidzie Niskim dwu roślin, charakterystycznych dla zespołu *Querceto-Carpinetum*: *Carex pilosa* i *Stellaria holostea*. Oba te gatunki występują tu i ówdzie, niekiedy nawet obficie w suchszych płatach buczyn, do wysokości ± 710 m n.p.m., a więc niemal po sam szczyt Cergowej Góry. Dalej na wschód, już na terenie Bieszczadów Zachodnich, znajdujemy je w ± południowych ekspozycjach aż po górną granicę lasów bukowych, a nawet docierają one na najwyższe tamtejsze szczyty (Tarnica 1348 m, Halicz 1335 m; Jasiewicz i Zarzycki msk.). Z Gór Pokucko-Marmaroskich *Stellaria holostea* podawana jest przez Zapałowicza (1889) z szeregu stanowisk do wysokości 1640 m n.p.m. a *Carex pilosa* z wysokości 760 m n.p.m. W pozostałych częściach Karpat, położonych na zachód, gatunki te rosną jedynie w niższych położeniach górskich i nigdy nie wchodzą w skład typowego *Fagetum carpaticum*. To interesujące zachowanie się obu tych gatunków związane jest być może z nieco odmienną historią lasu i pięter roślinnych tej części Karpat. Jak bowiem wynika z badań paleobotanicznych (Pop 1929, 1932), w Karpatach Wschodnich i to jeszcze w okolicy Dubiecka (Mamakowa msk.) rozwinęło się w holocenie piętro lasów grabowych, które przed okresem ekspansji buka zajmowało miejsce obecnego piętra dolnoreglowego. Tak wysoko sięgającego piętra grabowego brak było w Karpatach Zachodnich. Występowanie na Cergowej Górze i Pietrosie na stosunkowo znacznych wysokościach *Carex pilosa* i *Stellaria holostea* pozwala rozciągnąć owo panowanie graba w dolnym reglu przed rozsiedleniem się buka jeszcze na okolice Dukli. Być może więc, że po ustąpieniu graba jego zielni towarzysze *Carex pilosa* i *Stelleria holostea* utrzymali się na swoich stanowiskach. zajętych obecnie przez lasy bukowe.

Omówione zjawiska przemawiają przeciwko oddzieleniu Beskidu Niskiego — a przynajmniej jego części wschodniej — od Karpat Wschodnich (Bieszczadów), a więc przeciwko koncepcji wymienionej wyżej (pod p. 2). Czy dostarczą one argumentów na korzyść koncepcji pierwszej, czy też drugiej, to okaże się dopiero po dokładnym poznaniu stosunków florystycznych i fitosocjologicznych w części Beskidu Niskiego na zachód od Jasiołki.

Przy obecnym stanie znajomości stosunków geobotanicznych Beskidu Niskiego wszelkie próby określenia jego przynależności muszą mieć charakter prowizoryczny. Nasze nieliczne obserwacje, poczynione w ciągu

paru dni na niewielkim terenie, nie mogą tu mieć rozstrzygającego znaczenia. Chodziło nam jednak nie o rozwiązanie wyżej omówionego zagadnienia, lecz o jego jasne sformułowanie i przedstawienie możliwych rozwiązań.

Instytut Botaniki PAN w Krakowie (Wpłynęło dn. 27.III.1956 r.)

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verfasser berichten über die Ergebnisse einer kurzen geobotanischen Exkursion in die Umgebung von Dukla. Diese Ortschaft ist im Gebirgszuge des Beskid Niski („Niederer Beskid") gelegen, welcher den niedrigsten Teil des Hauptzuges der Karpathen bildet. Im Laufe der Exkursion wurden zwei südöstlich von Dukla gelegene Gipfel besucht: Cergowa Góra (718 m ü. S.) und Pietros (731 m ü. S.).

Von floristischen Funden sind besonders erwähnungswert: *Petasites Kablikianus* Tausch (*P. glabratus* [Maly] Borb.), bisher aus dem mittleren Abschnitt der Nordkarpathen nicht bekannt und *Alchemilla sp. div.* — *Carex transsilvanica* Schur (Piech 1930) ist südöstlich von Dukla anscheinend recht verbreitet. Die Angaben von *Aconitum paniculatum* Lam. *und Melica uniflora* Retz. (Piech 1929) werden bestätigt.

Die Waldassoziationen, denen während der Exkursion besonders viel Aufmerksamkeit gewidmet wurde, zeigen in ihrer vertikalen Verbreitung im Gebiete des Beskid Niski eine ähnliche Stufenanordnung, wie in anderen Teilen der Beskiden (Pawłowski 1927); zu unterst die submontane (*Querceto-Carpinetum-*) Stufe, oberhalb derselben die montane (*Fagetum carpaticum-*) Stufe. Die Grenze zwischen beiden ist in hohem Masse expositionsbedigt. *Querceto-Carpinetum* und somit die submontane Stufe reichte in ursprünglichen Verhältnissen in ± nördlicher Exposition bis ungefähr 400 m ü. S., in ± südlicher Exposition dagegen bis über 600 m ü. S. (Tab. 1). Oberhalb dieser Höhenlagen sind die Berghänge schon vom *Fagetum carpaticum* bewachsen, welches aber innerhalb einer ziemlich breiten Zone noch einen Übergangscharakter aufweist, indem es mehrere Charakterarten des *Querceto-Carpinetum* und des *Fagetum carpaticum* enthält.

Auf beiden untersuchten Bergen (Cergowa Góra und Pietros) entwickelt sich neben dem *Fagetum carpaticum typicum* eine besondere Subassoziation, die wir unter dem Namen *Fagetum carpaticum lunarietosum* neu beschreiben. Als Differentialarten dieser Subassoziation gegenüber dem *Fagetum carpaticum typicum* kommen in Betracht: *Lunaria rediviva, Phyllitis scolopendrium, Petasites albus, Aegopodium podagraria, Urtica dioica, Chrysosplenium alternifolium* und *Sambucus nigra*. In der Baumschicht dominieren in verschiedenen Aufnahmen: *Fagus silvatica, Acer pseudoplatanus, Fraxinus excelsior* oder *Ulmus scabra; Abies alba* kommt nur sporadisch vor; *Picea excelsa* fehlt als ursprüngliche Art im ganzen Gebiet des Beskid Niski gänzlich. *Fagetum carpaticum lunarietosum* zeigt deutliche Anklänge an die aus der Schweiz beschriebene Assoziation *Phyllitido-Aceretum*, u. zw. an deren Subassoziation mit *Lunaria rediviva* (Moor 1952, Kuoch 1954). Unserer Ansicht nach wäre es jedoch verfehlt, *Fagetum carpaticum lunarietosum* dem *Phylliti-*

do-Aceretum unterzuordnen. Würde man dies tun, dann würde *Fagetum carpaticum* ohne eine einzige Charakterart bleiben, da seine Charakterarten insgesamt in unseren Aufnahmen des *Fagetum carpaticum lunarietosum* mit nicht geringerer Stetigkeit und Menge vorkommen. *Acer pseudoplatanus* weist im *Fagetum carpaticum lunarietosum* höheren Stetigkeitsgrad und üppigere Entwicklung als im *Fagetum carpaticum typicum*, es scheint aber, dass hier ein natürlicher Baumartenwechsel zum Vorschein gelangt. *Fagus silvatica* verjüngt sich besser in Ahornbeständen; demgegenüber kommt der Nachwuchs von *Acer pseudoplatanus* in Buchenbeständen reichlicher zur Entwicklung. Dies kann die Ursache sein, dass wir auf ähnlichen Standorten mit analogischer Krautschicht, bald Buchen-, bald Ahornbestände, öfters aneinander grenzend, beobachten. *Fagetum carpaticum lunarietosum* entwickelt sich nicht nur auf steilen Hängen, sondern auch auf flachen Standorten mit frischen Böden.

In Tab. 2 wurden ausser 10 Aufnahmen von *Fagetum carpaticum lunarietosum* und 2 Aufnahmen von *Fagetum carpaticum typicum* aus dem Beskid Niski zu Vergleichszwecken 5 Aufnahmen aus den Westbeskiden zusammengestellt.

An den Beskid Niski knüpft sich das schon vielmals erörterte, immer aber noch endgültig nicht entschiedene Problem der geobotanischen Grenze zwischen den West- und den Ostkarpathen an.

Zur Lösung desselben ergeben sich unserer Meinung nach vier folgende Möglichkeiten:

1. Zufolge der Anschauung der Mehrheit der Botaniker (W o ł o s z c z a k 1895, 1908, P a x 1898, 1908, D o m i n 1931, S o ó 1930, P a w ł o w s k i Msk.) verläuft die geobotanische Grenze zwischen den Ost- und Westkarpathen durch den Łupków-Pass (Przełęcz Łupkowska) sowie längs der Täler der Laborcza und der Osława. Östlich davon zeigt die Vegetation schon unzweifelhaft ostkarpathischen Charakter. Dagegen weist das den Westkarpathen angeschlossene Gebiet des Beskid Niski keine deutlich westkarpathischen geobotanischen Züge auf. Von montanen Arten, die für die Westkarpathen charakteristisch sind, kommt hier nur *Galium rotundifolium* reichlich vor, dessen einzelne Fundorte jedoch weit in das Gebiet der Ostkarpathen hinüberreichen. Dasselbe betrifft auch die recht wenigen westlichen, nicht montanen Pflanzenarten, die vereinzelt im Beskid Niski vorkommen, z. B. *Hypericum humifusum, Pedicularis silvatica, Hypochoeris glabra.*

2. K o t u l a (1881) und nach ihm P a w ł o w s k i (1949) schlagen vor, die genannte geobotanische Grenze durch den Dukla-Pass (Przełęcz Dukielska) zu ziehen. Die floristische Begründung dieser Anschauung ist jedoch sehr schwach: vier Arten (*Scopolia carniolica, Aposeris foetida, Carex transsilvanica* und *Aconitum paniculatum*), deren Hauptverbreitung in den Karpathen ostwärts vom Dukla-Pass gelegen ist, von den jedoch die drei erstgenannten wenigstens an zerstreuten Fundorten viel weiter westwärts reichen.

3. Als eine dritte, bisher gar nicht in Erwägung genommene Alternative ergibt sich eine Verlegung der geobotanischen Grenze zwischen den Ost- und den Westkarpathen viel weiter westwärts, bis an die Westgrenze des Beskid Niski-Zuges, d. h. an den Tylicz-Pass (Przełęcz Tylicka). Dabei wird der ganze Zug des Beskid Niski d. h. das ganze Gebiet von

Übergangscharakter den Ostkarpathen angeschlossen. Das weiter westlich gelegene Gebiet (die Beskiden von Nowy Sącz) gehört pflanzengeographisch schon entschieden den Westkarpathen an.

4. Die vierte Möglichkeit, die in Betracht genommen werden kann, besteht darin, dass man die geobotanische Ostgrenze der Westkarpathen durch den Tylicz-Pass, die geobotanische Westgrenze der Ostkarpathen durch den Łupków-Pass zieht, den gesamten Beskid Niski-Zug aber als Übergangsgebiet ohne bestimmte Zuteilung betrachtet. Eine derartige Betrachtung ist jedoch aus praktischen Gründen nicht anzunehmen, da sich dadurch im kartographischen Bilde eine dritte geobotanische Einheit, neben den Ost- und den Westkarpathen, ergibt.

Eine besonders wichtige Rolle muss bei der Erwägung des hier besprochenen Problems den pflanzensoziologischen Verhältnissen zukommen. Im Dukla-Gebiet wurde eine weite Verbreitung des *Fagetum carpaticum lunarietosum* festgestellt, welches in westwärts gelegenen Gebieten entweder überhaupt fehlt, oder nur eine recht untergeordnete Rolle spielt. Darin erkennen wir einerseits eine pflanzengeographische Eigenartigkeit des Beskid Niski gegenüber den übrigen Teilen der Westbeskiden, anderseits aber deren Anknüpfung an die Bieszczady, wo *Fagetum carpaticum lunarietosum* recht oft vorkommt. Das Vorkommen dieser Subassoziation im Dukla-Gebiet ist nicht an lokal kalkreichere geologische Unterlage gebunden, da sie von uns sowohl auf $CaCO_3$ - reichen Sandsteinen der Cergowa Góra, als auch auf kalkarmen Sandsteinen des Pietros festgestellt worden ist.

Nicht ohne Bedeutung erscheint ferner das Verhalten in Beskid Niski zweier guter Assoziations-Charakterarten des *Querceto-Carpinetum*, u. zw. *Carex pilosa* und *Stellaria holostea*. Beide wachsen stellenweise sogar reichlich in trockeneren Buchenwäldern (*Fagetum carpaticum*) bis zu ungefähr 710 m ü. S. d. h. bis an die beiden besuchten Berggipfel. Ähnlich verhalten sie sich in den Bieszczady Zachodnie (West-Bieszczaden), deren höchste Gipfel (1348 m ü. S.) sie erreichen, sowie weiter ostwärts in den Pokutisch-Marmarossischen Karpathen, wo sie die Waldgrenze übersteigen. In den westwärts gelegenen Karpathen-Teilen kommen diese Arten nur in niedrigeren Gebirgslagen vor und nehmen niemals am typischen *Fagetum carpaticum* teil. Dieses interessante Verhalten ist wahrscheinlich mit dem verschiedenartigen Verlauf der holozänen Waldgeschichte in den West- und den Ost-Karpathen in Verbindung zu bringen. In den Ostkarpathen hat sich nämlich unmittelbar vor der Periode der Ausbreitung von *Fagus silvatica* eine hoch hinauf reichende *Carpinus*-Stufe ausgebildet (Pop 1929, 1932, Mamakowa Msk.), die in den Westkarpathen fehlte. Hochgelegene Vorkommnisse der Charakterarten des *Querceto-Carpinetum* sind vielleicht als Überbleibsel dieser *Carpinus*-Periode zu deuten.

Ob die genannten Verhältnisse nur bis zur Gegend von Dukla, oder aber auch im westlichen Teil des Beskid Niski zu beobachten sind, wird sich erst aus künftigen Untersuchungen ergeben. Je nach dem Ergebnis werden sie entweder zu gunsten der oben unter 1), oder aber der unter 3) besprochenen Alternative in die Wage fallen.

Botanisches Institut der Polnischen Akademie der Wissenschaften, Kraków

LITERATURA

Batko St., 1934, O florze okolicy Przemyśla, Kosmos 59.

Batko St., 1938, O florze okolicy Przemyśla, Kosmos 63.

Buček J., 1930, Notulae ad distributionen Anthophytorum Rossiae subcarp. et Slovakiae, Sbornik Klubu priv. v. Brne, 13.

Buček J., 1931, Additamenta ad floram Rossiae subcarp. et Slovakiae, ibid. 14.

Czeczottowa H., 1928, Element atlantycki we florze Polski, Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. PAU, 65/66, ser. A/B, Kraków.

Domin K., 1929, Additamenta ad cognitionem florae Rossiae subcarp. scors. impr.. ex Acta Bot. Boh., 8.

Domin K., 1930, A new division of Czechoslovakia into natural geobotanical districts, Acta Bot. Boh., 9.

Domin K., 1931, Mapa geobotanicka, Atlas Republiky Československé 13, Vegetace I, Česka Ak. Věd. a Uměni, Praha.

Domin K., 1940, O geobotanickém rozhrani Západnich a Východnich Karpat, Věda přirodni, 20 (3).

Domin K., 1941, O geobotanickém rozhrani Západnich a Východnich Karpat. ibid. 20 (4).

Dostál J., 1932, Věda přir., 13, c. 10, 321.

Dostál J., 1950, Květěna ČSR.

Etter H., 1947, Über die Waldvegetation am Südostrand des schweizerischen Mittellandes, Mitteil. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, 25.

Fiori A., 1925—1929, Nuova Flora Analitica d'Italia, 2.

Flora Polska, 1955, Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych tom VII, pod redakcją W. Szafera i B. Pawłowskiego, PWN, Kraków.

Jasiewicz A. i Zarzycki K., *Carex rupestris* Bell. ex All. i *Aconitum tauricum* Wulf. ssp. *nanum* (Baumg.) Gáy, dwie nowe dla flory polskiej rośliny z Bieszczadów Zachodnich, Fragmenta Flor. et Geobot., 2 (2), Kraków.

Jasiewicz A. i Zarzycki K., Nie publikowane materiały z Bieszczadów Zachodnich.

Jirásek V., 1937, Přispěvek k rozsiieni nazilky *(Aposeris)* v Československu, Věda přir., 18 (9—10), 275.

Knapp J. A.. 1869, Przyczynek do flory obwodów jasielskiego i sanockiego, Spraw. Kom. Fizjogr., 3.

Knapp J. A., 1872, Pflanzen Galiziens und Bukowina, Wien.

Koczwara M., 1925, Przyczynek do znajomości flory Podola i krain sąsiednich, Kosmos P. S. O.

Kornaś J., 1955, Charakterystyka geobotaniczna Gorców. Monogr. Botan. 3.

Kornaś J. i Medwecka-Kornaś A., 1956, Zapiski florystyczne z Sądeczyzny, Fragm. Flor. et Geobot. 2 (2).

Kotowicz A., Majewski E., 1877, Spostrzeżenia fitofenologiczne I. z Krzeszowic, Biecza i Stanisławowa, Spraw. Kom. Fizjogr., 12.

Kotula B., 1881. Spis roślin naczyniowych z okolicy Przemyśla, Spraw. Kom. Fizjogr. 15.

Kotula B., 1883, Spis roślin naczyniowych z okolic górnego Strwiąża i Sanu z uwzględnieniem pionowego zasięgu gatunków, ibid. 18.

Kotula B., 1883, Dodatek do flory Karpat nad górnym Sanem, Spraw. c. k. Dyrekcji Gimnazjum w Przemyślu za rok 1883.

Kulczyński S., 1928, Die Pflanzenassoziationen der Pieninen, Bull. Acad. Polon. Sc. B. (1927), supp. 2.

Kuoch R., 1954, Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne, Mitteil. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, 30.

Bach R., Kuoch R., Iberg R., 1954, II. Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. Entscheidende Standortsfactoren und Boden, ibid.

Łapczyński K., Wiadomość o trzech roślinach z rodziny złożonych znalezionych w Lubelskiem, Pam. Fizj. 1.

Mamakowa K., (rękopis) Holoceńska historia lasu nad górnym Sanem w świetle wyników analizy pyłkowej torfowiska spod Bukowiny.

Medwecka-Kornaś A., 1952, Zespoły leśne Jury Krakowskiej, Ochr. Przyr. 20.

Medwecka-Kornaś A., 1955, Zespoły leśne Gorców, ibid. 23.

Moor M., 1952, Die Fagion-Gesellschaften (Buchen, Tannen-Buchen und Ahornwälder) im Schweizer Jura, — Pflanzengeogr. Komm. v. Schweiz. Natur-forsch. Gesellsch., Beitr. Geobot. Landesaufnahme Schweiz, 31.

Motyka J., 1956, O niektórych rzadszych gatunkach roślin naczyniowych w okolicach Grzybowa, Fragm. Flor. et Geobot., 2 (2).

Paczoski J., Przyczynki do znajomości flory krajowej. Pam. Fizj. 13 (3).

Pawłowski B., 1925, Geobotaniczne stosunki Sądeczyzny, Prace Monogr. Kom Fizjogr. PAU, 1, Kraków.

Pawłowski B., 1927, Podstawy wydzielenia pięter roślinności w Tatrach i Beskidach Zachodnich, II Zjazd Słow. Geogr. i Etnogr. w Polsce, sekc. 3.

Pawłowski B., 1948, Ogólna charakterystyka geobotaniczna Gór Czywczyńskich. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. PAU 72, B. 1946 (ser. III), 32 (6), Kraków.

Pawłowski B., 1956, Flora Tatr, T. I, Kraków.

Pawłowski B., (rękopis) Szata roślinna gór polskich — w dziele zbiorowym pod redakcją W. Szafera, „Roślinna szata Polski“ (rozdz. IX).

Pax F., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Leipzig I — 1898. II — 1908. (Die Vegetation der Erde II u. X).

Piech K., 1927, *Festuca montana* Bieb. (*F. drymea* M. et K.) w Polsce, Spraw. Kom. Fizjogr., 61.

Piech K., 1929, Sprawozdanie z czynności Sekcji Ośrodka Krakowskiego a) Sekcja botaniczna, Spraw. Kom. Fizjogr., 63.

Piech K., 1930, Sprawozdanie z czynności Sekcji Ośrodka Krakowskiego a) Sekcja botaniczna, Spraw. Kom. Fizjogr., 64.

Pop E., 1929, Analiza de polen ni tuba Carpatilor orientali (Dorna-Lucie), Bul. Cluj. 9.

Pop E., 1932, Contributii la istoria vegetaci cvaternare diu Transsilvania (Beitrag zur quaternaren Pflanzengeschichte Siebenburges, Rumänien), ibid. 12.

Soó R., 1930, Über Probleme, Richtungen und Literatur der modernen Geobotanik, Die Planzensoziologie in Ungarn, Magy. Biol. Int. Munkai, 3.

Soó R., 1933, Floren- und Vegetationskarte des historischen Ungarns, Mitteil. d. Komm. f. Heimatkunde d. Wiss. Gr. St. Tisza-Ges. in Debreceu, 8 (1931—2). 1—35 (z mapą).

Sprawozdania Komisji Fizjograficznej PAU, 1868—1928, tomy: 2, 5, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 28, 33, 34, 45, 47, 51, 52.

Szafer W., 1923, O polskich gatunkach głogu (*Crategus* L.).

Szafer W., 1930, Element górski we florze niżu polskiego. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. PAU 69, dz. B. 1929 (Ser. III 29 (3), Kraków.

Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1953, Rośliny polskie, Warszawa PWN.

Simak M., 1951, Untersuchungen über den natürlichen Baumwechsel in schweizerischen Plenterwäldern, Mitteil. d. Schweiz. Anst. f. d. forst. Versuchswesen 27.

Walas J., 1933, Roślinność Babiej Góry, P. R. O. P., Monogr. Nauk. 2.

Wierdak S., 1927, Rozsiedlenie świerka, jodły i buka w Małopolsce, „Sylwan".

Wołoszczak E., 1890, Uwaig nad roślinną szatą Gór Pokucko-Marmaroskich, Kosmos 15.

Wołoszczak E., 1893, O roślinności Karpat między górnym biegiem Sanu a Osławą, Spraw. Kom. Fizjogr., 29.

Wołoszczak E., 1895, Z granicy flory zachodnio- i wschodniokarpackiej, Spraw. Kom. Fizjogr., 31.

Wołoszczak E., 1908, Do liegt die Kaschau-Epereiser Bruchlinie? MBL. 7.

Zapałowicz H., 1889, Roślinna szata Gór Pokucko-marmaroskich, Spraw. Kom. Fizjogr. 24 (z mapą geogr. i 2 tabl.).

Zapałowicz H., 1906 (1) — 1908 (2) — 1911 (3). Conspectus Florae Galiciae criticus, Kraków.

Zapałowicz H., 1909, prof. F. Paxa „Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen" ze stanowiska naszego przyrodoznawstwa, Kosmos 34.

Zarzycki K., 1956, Zarastanie żwirowisk Skawicy i Skawy, Fragm. Flor. et Geobot., 2 (1).

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Mykotrofizm roślinności pokrywającej gruzy i ruiny domów Wrocławia

Mycotrophic properties of plants growing on ruins in Wrocław

I. FRYDMAN

Wyniki dotychczasowych badań na temat mykotrofizmu rokują prawidłowe naświetlenie roli mykoryzy w odżywianiu się roślin, eo ipso zmiany podstaw nauki o żywieniu się roślin zielonych.

Stwierdzono, że występowanie grzybów w przyrodzie wykazuje ścisły związek z zespołami roślin wyższych lub szerzej ująwszy, związek między mykoryzą a biocenozą; zagadnienie to jest silnie akcentowane przez Dominika w Polsce, a Björkmana w Szwecji.

Badania mykotrofizmu roślinności pokrywającej gruzy Wrocławia są jednym ogniwem z całego cyklu prac szkoły Dominika nad całością zagadnienia mykoryzy.

Mykotrofizmem samorzutnie formujących się zespołów roślinnych pionierskich na gruzach nie interesowano się dotychczas, a to właśnie jest tematem mojej pracy.

Warszawa, Berlin, Londyn i Tokio oraz szereg innych kwitnących miast Europy i Azji padły ofiarą wojny — zamienione w gruzy i ruiny.

Wrocław, miasto liczące przed wojną (1939—1945) 650 tys. mieszkańców, na skutek działań wojennych w 78% legło w gruzach. W ciągu 10-lecia (1945—1955) te pustynie gruzów, rumowiska, nowopowstałe zsypiska śmieci i gruzów odegrały pewną rolę biologiczną: nagromadzenie w tych miejscach substancji mineralnych (zwłaszcza wapnia) i organicznych sprzyjało osiedleniu się gatunków wapnio- i azotolubnych oraz w ogóle bogatej roślinności nie tylko zielnej, lecz i drzewiastej. Na ruinach murów często na wysokości drugiego i trzeciego piętra i na szczątkach kominów rosną brzozy do 2—2,5 m wysokości oraz szereg innych drzew i krzewów. Szumią „gaiki" na gruzach, wśród bloków mieszkalnych często na wysokości 2—3 piętra, nadając specyficzny wygląd miastu. Roślinność, której można by się spodziewać tylko na glebie zawie-

rającej odpowiednią mikrobiocenozę, występując na gruzach, znajduje tu początkowo tylko kurz i gruz. Poza tym tereny te stanowią dziewicze podłoże, na którym można było obserwować początkowe stadia złożonego procesu tworzenia się zespołów roślinnych.

Niecodzienne to zjawisko wzbudza zainteresowanie botaników, rolników i leśników.



Ryc. 1. Profil „glebowy" siedliska gruzowego

Klimat Wrocławia charakteryzuje średnia temperatura roczna 8,3°C. Średnia ilość rocznych opadów wynosi 585 mm, najwięcej opadów jest w lipcu, najmniej w lutym.

Ponieważ zbiory prowadziłam tylko na wysokich usypiskach gruzów oraz na resztkach murów, więc trudno to podłoże uważać za glebę. Jednakże dla uproszczenia nomenklatury w dalszym ciągu pracy mówię o glebie gruzowej. Specyficzne warunki ekologiczne siedliska stanowi gruba, łatwo przesiąkliwa warstwa gruzu. Struktura tej „gleby" jest skalista (ryc. 1), gdyż gruz ceglany żywo przypomina gleby szkieletowe górskie. „Gleba" jest produktem rozpadu gruzów, tj. cegieł i zaprawy murarskiej, które rozpadają się pod wpływem czynników atmosferycznych i fizjologicznych (korzeni). Poza tym jako domieszka zjawiają się kurz, odpadki miejskie, opady dymów (z deszczem) oraz kał zwierząt (ssaki

i ptaki). Przepuszczalność tej gleby gruzowej dla wody jest bardzo duża, system sorpcyjny bardzo słaby w części mineralnej, natomiast silny w miejscach nagromadzenia się substancji organicznej. Stan przewietrzenia dobry, dlatego korzenie można znaleźć nawet na głębokości ponad 3 m.

Tabela 1.

Analiza gleby gruzowej.

Nr próbki gleby	pH w 1 KCl	Kwas hydrl. ilość CaO w q/ha	P_2O_5* w mg na 100 g gleby	K_2O_5* w mg na 100 g gleby	Azot ogólny w %	NH_4 w mg na 100 g gleby	NO_3 w mg na 100 g gleby	Substancji organicznej w %
1	6,0	1,3	13,8	10,8	0,14			
2	5,9	0,6	3,0	9,0	0,03			
3	6,4	0,6	5,8	9,0	0,04			
4	6,5	0,6	13,1	10,0	0,09			
5	6.7	1,3	5,8	14,0	0,10			
6	6,3	0,6	1,5	2,0		1,13	0,58	0,31
7	6,4	0,6	6,3	4,0		1,22	1,88	0,88

* Wg Egnera.

(Wykonała Stacja Chemiczno-Rolnicza IUNG we Wrocławiu)

Miejsca pobierania próbek gleby gruzowej:

1. Teren naprzeciw Poczty Głównej
2. Teren z drugiej strony Poczty Głównej
3. Teren ul. Komuny Paryskiej
4. Teren Budowy Politechniki, pl. Grunwaldzki
5. Śródmieście, ul. Kuźnicza
6. Okolice pl. Engelsa
7. Okolice pl. Engelsa (cd.).

Analiza chemiczna gleb wskazuje, że zasobność gleby gruzowej jest bardzo niewyrównana, jednakże nie jest ani zbyt uboga w główne składniki odżywcze, ani nie jest zbyt alkaliczna, odczyn waha się około obojętnego i stwarza dobre warunki dla rozwoju różnych roślin. Zatem pionierska roślinność na gruzach, mając do dyspozycji gruz i kurz, w ciągu 10 lat wytworzyła coś w rodzaju gleby, która nie jest uboższa w sole mineralne i związki organiczne od znanych gleb naturalnych.

Dlatego nie zdziwi nas bogactwo form roślinnych, które występują na gruzach. Rozlokowanie zaś na wysokich gruzach chroni roślinność przed uszkodzeniem przez ludzi i zwierzęta.

Można było zaobserwować dwa typy przystosowania się roślin do czerpania pokarmu z podłoża: 1. wytwarzające korzenie słabe, wachlarzowo rozszerzone, trzymają się cienkiej, powierzchniowej warstewki gleby gruzowej i 2. wytwarzające potężne, bardzo długie systemy korzeniowe. Rośliny korzeniami rozsadzają bloki, drążą je, oplatają i poprzez najmniejsze nawet szczelinki sięgają do głębiej leżącej gleby sensu stricto.

Do badań nad mykotrofizmem roślinność gruzowa jest szczególnie ciekawa, gdyż flora, która w chwili obecnej ten teren opanowała, zdążyła wytworzyć naturalną biocenozę oraz własne warunki glebowe.

Materiały do badań zostały zebrane w ciągu całego sezonu wegetacyjnego 1953—1954 i częściowo 1955 r. z siedmiu różnych, odległych punktów miasta, aby uniknąć przypadkowości we wnioskowaniu. Zielnik dokumentacyjny obejmuje 140 gatunki roślin kwiatowych, rosnących na gruzach odległych dzielnic miasta.

Metody badań stosowałam identyczne, jak w poprzednich pracach na temat mykotrofizmu, dodatkowo znaczną część preparatów barwiłam 0,5% roztworem alkoholowym fioletu gencjany, inne „bleu de cotton" w laktofenolu Amana.

Wyniki podawane w tabelach są średnimi z przebadania kilku roślin z każdego stanowiska, pobieranych w różnych dniach i okresach fenologicznych w ciągu prawie trzech lat badań.

Do roślin niezmiennie autotroficznych na gruzach należą: *Ailanthus glandulosa, Sambucus nigra, Symphoricarpus racemosa, Prunus* spec. spec., *Papaver rhoeas, Chelidonium maius, Oxalis stricta, Amaranthus retroflexus, Urtica dioica,* oraz liczni przedstawiciele rodzin: *Cyperaceae, Chenopodiaceae, Solanaceae, Caryophyllaceae, Cruciferae,* co jest zgodne z wynikami innych badaczy.

Do gatunków zachowujących bez względu na stanowisko, w którym rosną, identyczny typ mykoryzy i identyczny stopień przegrzybienia należą: *Nepeta cataria, Epilobium hirsutum, Crepis biennis, Cirsium arvense, Plantago intermedia, Linaria vulgaris, Lapsana communis, Euphorbia* spec., *Fraxinus excelsior, Ulmus* spec. spec. (ryc. 2).

Na uwagę zasługują następujące gatunki:

Epilobium Lamyi — bardzo rzadka roślina, mająca w Polsce swój kres północny, wybitnie mykotroficzna.

Clematis vitalba — niezmiernie rzadka roślina na Śląsku (S c h u b e 1903), bardzo mykotroficzna.

Sisymbrium officinale — gatunek ten tworzy mykoryzę endotroficzną typu tamniskofagicznego.

Sisymbrium orientale i *Sisymbrium Loeselii* żyją zawsze autotrofnicznie. Zatem w obrębie rodzajów mogą mieścić się gatunki mykotroficzne i autotroficzne w tych samych warunkach ekologiczno-socjologicznych.

Poniżej załączone tabele przedstawiają wyniki badań nad mykotrofizmem roślinności gruzów i ruin Wrocławia

Tabela 2

Gatunek rośliny	Włośniki	Autotroficzny	Mykoryza endotroficzna typu		Mykoryza ektotroficzna typu			Częstotliwość występowania
			tolypofagicznego	tamniskofagicznego	A	C	D_n	
1. *Ailanthus glandulosa*	+	+	—	—	—	—		
2. *Avena elatior*	+	+	—	—	—	—	—	—
3. *Anethum graveolens*	+	+		—	—	—	—	—
4. *Arenaria serpyllifolium*	—	+		—	—	—	—	—
5. *Artemisia absinthium*	+	—	+	—	—	—	—	—
6. *Artemisia campestris*	—	—	+	—	—	—	—	++
7. *Artemisia* spec.	+	+	—	—	—	—	—	—
8. *Amaranthus retroflexus*	+	+	—	—	—	—	—	—
9. *Agrostis vulgaris*		+	—	—	—	—	—	
10. *Agrostis alba*	+	+	—	—	—	—	—	—
11. *Agrostis* spec.	+	+	—	—	—	—	—	—
12. *Acer campestre*	—	—	—	+	—	—	—	+
13. *Acer Ginala*	+	—	+	—	—	—	—	++++
14. *Acer* spec.	—	+	—	—	—	—	—	—
15. *Acer platanoides*	+	—	—	+	—	—	—	++++
16. *Acer negundo*	—	—	+	—	—	—	—	+
17. *Acer pseudoplatanus*	+	—	+	—	—	—	—	+++
18. *Achillea millefolium*	—	—	+	—	—	—	—	++
19. *Atriplex hortense*	+	—	—	—	—	—	—	—
20. *Bromus tectorum*	—	—	+	—	—	—	—	+
21. *Bromus mollis*	+	+	—	—	—	—	—	—
22. *Bromus sterilis*	—	+	—	—	—	—	—	—
23. *Ballota nigra* v. *ruderalis*	+	+	—	—	—	—	—	—
24. *Betula verrucosa*	—	—	—	—	+	—	+	+++
25. *Chenopodium bonus Henricus*	+	+	—	—	—	—	—	—
26. *Chenopodium album*	+	+	—	—	—	—	—	—
27. *Chenopodium glaucum*						—	—	
28. *Carex hirta*								—
29. *Carex* spec.					—	—		—
30. *Cirsium arvense*	—							—
31. *Cirsium heterophyllum*						—		—
32. *Cirsium arvense* × *C. palustre*	—					—	—	
33. *Cirsium lanceolatum* × *C. arvense*	—	—	+	—	—	—	—	+
34. *Cirsium lanceolatum*	+	+	—	—	—	—	—	—
35. *Cerastium arvense*	+	+	—	—	—	—	—	—
36. *Cerastium caespitosum*	+	+	—	—	—	—	—	—
37. *Chelidonium maius*	+	+	—	—	—	—	—	—
38. *Capsella bursa pastoris*	+	+	—	—	—	—	—	—
39. *Centaurea cyanus*	+	—	+	—	—	—	—	+
40. *Convolvulus arvensis*	—	—	+	—	—	—	—	+
41. *Clematis vitalba*	—	—	—	+	—	—	—	++
42. *Clematis recta*	—	—	—	+	—	—	—	+++
43. *Crepis tectorum*	—	—	—	+	—	—	—	++
44. *Crepis biennis*	+	—	—	+	—	—	—	+++
45. *Carduus acanthoides*	—	—	—	+	—	—	—	+
46. *Calamagrostis epigeios*	—	—	+	—	—	—	—	+
47. *Chamaenerion palustre*	—	—	+	—	—	—	—	+

Tabela 2 (c. d.)

Gatunek rośliny	Włośniki	Autotroficzny	Mykoryza endotroficzna typu: tolypofagicznego	Mykoryza endotroficzna typu: tamniskofagicznego	Mykoryza ektotroficzna typu: A	C	Dn	Częstotliwość występowania
48. *Daucus carota*	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	—	—	[illegible]
49. *Diplotaxis muralis*	[illegible]	—	—	—	—	—	—	[illegible]
50. *Dactylis glomerata*	+	—	+	—	—	—	—	[illegible]
51. *Epilobium Lamyi*	—	—	—	+	—	—	—	+
52. *Epilobium palustre*	—	—	+	—	—	—	—	+ +
53. *Epilobium angustifolium*	+	+	—	—	—	—	—	—
54. *Epilobium hirsutum*	—	—	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]	—	+
55. *Euphorbia helioscopia*	—	—	+	—	—	—	—	+ +
56. *Euphorbia* spec.	—	—	+	[illegible]	—	—	[illegible]	+
57. *Erigeron canadense*	+	+	—	—	—	—	—	[illegible]
58. *Erysinum chiranthoides*	+	+	—	—	—	—	—	—
59. *Festuca rubra*	+	+	—	—	—	—	—	—
60. *Fraxinus excelsior*	—	—	+	—	—	—	—	+ +
61. *Fagopyrum sagittatum*	—	+	—	[illegible]	—	—	—	—
62. *Galium mollugo*	+	—	+	—	—	—	—	+
63. *Galinsoga quadriradiata*	—	—	—	[illegible]	—	—	—	+
64. *Impatiens parviflora*	+	+	—	—	—	—	—	—
65. *Lepidium ruderale*	+	+	—	—	—	—	—	—
66. *Linaria vulgaris*	—	—	+	—	—	—	—	+ + +
67. *Linaria minor*	+	+	—	[illegible]	—	—	—	—
68. *Lonicera* spec.	—	—	+	—	—	—	—	[illegible]
69. *Lactuca scariola*	—	[illegible]	—	+	—	—	—	[illegible]
70. *Lactuca muralis*	+	—	+	—	—	—	—	+ +
71. *Lappa maior*	+	+	—	—	—	—	—	—
72. *Lapsana communis*	—	—	+	—	—	—	—	+ + +
73. *Melilotus albus*	—	—	+	—	—	—	—	+
74. *Matricaria inodora*	—	—	+	—	—	—	—	+ +
75. *Matricaria chamomilla*	+	+	—	—	—	[illegible]	—	[illegible]
76. *Malva mauritiana*	+	+	—	—	—	—	—	—
77. *Melandryum album*	—	+	—	—	—	—	—	[illegible]
78. *Nepeta cataria* v. *citrioides*	—	—	—	+	—	—	—	+ + +
79. *Oenothera biennis*	—	—	—	+	—	—	—	+
80. *Oxalis stricta*	+	—	+	—	—	—	—	+ +
81. *Prunus persica*	—	[illegible]	—	—	—	—	—	[illegible]
82. *Prunus domestica*	—	+	—	+	—	—	—	—
83. *Prunus insititia*	+	+	—	—	—	—	—	—
84. *Prunus* spec.	+	+	—	—	—	—	—	—
85. *Populus alba*	+	+	—	—	—	—	—	—
86. *Populus nigra*	+	—	+	—	+	—	—	+ +
87. *Populus tremula*	—	—	+	—	—	—	+	+ +
88. *Populus* spec.	+	—	—	—	+	—	+	+
89. *Populus canadensis*	—	—	—	+	+	—	—	+
90. *Populus italica*	+	—	+	—	+	—	—	+ +
91. *Platanus acerifolia*	+	—	+	—	—	—	—	+ + + +
92. *Plantago lanceolata*	[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	—	[illegible]	[illegible]	—
93. *Plantago intermedia*	—	—	—	+	—	—	—	+ + + +
94. *Polygonum persicaria*	+	+	—	—	—	—	—	—
95. *Polygonum aviculare*	+	+	—	—	—	—	—	—
96. *Polygonum sachalinense*	+	+	—	—	—	—	—	—
97. *Polygonum convolvulus*	+	+	—	—	—	—	—	—
98. *Papaver rhoeas*	+	+	—	—	—	—	—	—

Tabela 2 (c. d.)

Gatunek rośliny	Włośniki	Autotroficzny	Mykoryza endotroficzna typu		Mykoryza ektotroficzna typu			Częstotliwość występowania
			tolypofagicznego	tamniskofagicznego	A	C	D_n	
99. *Poa pratensis*	+	+	—	—	—	—	—	—
100. *Poa compressa*	+	+	—	—	—	—	—	—
101. *Robinia pseudoacacia*	+	—	—	+	—	—	—	+
102. *Rubus fruticosus*	+	—	+	—	—	—	—	++
103. *Rubus caesius*	+	—	+	—	—	—	—	++
104. *Ribes aureum*	—	—	+	—	—	—	—	+++
105. *Rumex acetosa*	+	+	—	—	—	—	—	—
106. *Sambucus nigra*	+	+	—	—	—	—	—	—
107. *Secale cereale*	—	—	+	—	—	—	—	++
108. *Senecio vulgaris*	+	+	—	—	—	—	—	—
109. *Senecio silvaticus*	—	+	—	—	—	—	—	—
110. *Senecio jacobaea*	—	—	+	—	—	—	—	+
111. *Senecio viscosus*	—	—	+	—	—	—	—	+
112. *Sisymbrium officinale*	—	—	—	+	—	—	—	++
113. *Sisymbrium orientale*	+	+	—	—	—	—	—	—
114. *Sisymbrium Loeselii*	+	+	—	—	—	—	—	—
115. *Setaria verticillata*	+	—	+	—	—	—	—	+++
116. *Setaria* spec.	+	+	—	—	—	—	—	—
117. *Solanum lycopersicum*	—	+	—	—	—	—	—	—
118. *Solanum tuberosum*	+	+	—	—	—	—	—	—
119. *Solanum dulcamara*	—	—	—	+	—	—	—	++++
120. *Solanum nigrum*	+	+	—	—	—	—	—	—
121. *Solidago serotina*	+	+	—	—	—	—	—	—
122. *Solidago canadensis*	+	+	—	—	—	—	—	—
123. *Sonchus oleraceus*	+	—	+	—	—	—	—	+
124. *Sonchus* spec.	—	+	—	—	—	—	—	—
125. *Salix caprea*	—	—	+	—	—	—	—	++
126. *Salix caprea*	+	—	+	—	—	—	—	+
127. *Salix* spec.	+	—	—	+	—	—	—	+
128. *Salix silesiaca*	+	—	+	+	—	—	—	++
129. *Salix caprea* f. *elliptica*	—	—	+	—	—	—	—	+
130. *Symphoricarpus racemosus*	+	+	—	—	—	—	—	—
131. *Trifolium hybridum*	—	—	+	—	—	—	—	++
132. *Trifolium pratense*	+	—	+	—	—	—	—	+++
133. *Tussilago farfara*	+	—	+	—	—	—	—	+
134. *Tanacetum vulgare*	+	+	—	—	—	—	—	—
135. *Tilia cordata*	—	—	—	+	+	—	—	++
136. *Urtica dioica*	—	+	—	—	—	—	—	—
137. *Ulmus campestris*	—	—	—	+	—	—	—	+++
138. *Ulmus scabra*	+	—	—	+	—	—	—	+++
139. *Ulmus effusa*	—	—	+	—	—	—	—	++
140. *Verbascum* spec.	+	—	—	—	—	—	—	—

Uwagi: ++++ bardzo silna,
+++ silna,
++ słaba,
+ bardzo słaba częstotliwość występowania mykoryzy.

W innych rubrykach + oznacza obecność; — brak danej mykoryzy. Przy podziałach mykoryzy ektotroficznej na typy i rodzaje uwzględniono tylko te, które w badaniach zostały wykryte, pomijając całkowity podział systematyczny dla zaoszczędzenia miejsca.

Tabela 3

Zestawienie danych o mykotroficzności drzew i krzewów
(klasyfikacja mykoryz ektotroficznych według Dominika 1955)

Nazwa gatunkowa drzewa lub krzewu	Autotroficzne	Mykoryza endotroficzna typu		Mykoryza ektotroficzna rodzaju				
		tolypofagicznego	tamniskofagicznego	Ab	Fb	Ff	Ga	Hg
1. *Ailanthus glandulosa*	+							
2. *Acer ginala*		+						
3. *Acer* spec.								
4. *Acer campestre*		+						
5. *Acer platanoides*								
6. *Acer pseudoplatanus*		+						
7. *Acer negundo*			+					
8. *Betula alba*							+	+
9. *Fraxinus excelsior*		+						
10. *Lonicera* spec.		+						
11. *Prunus persica*	+							
12. *Prunus domestica*			+					
13. *Prunus insititia*	+							
14. *Prunus* spec.	+							
15. *Populus alba*	+							
16. *Populus nigra*			+		+	+	+	+
17. *Populus tremula*		+		+			+	+
18. *Populus canadensis*			+	+	+			
19. *Populus italica*		+	+			+		
20. *Populus* spec.	+							
21. *Platanus acerifolia*								
22. *Ribes aureum*		+						
23. *Rubus caesius*								
24. *Rubus fruticosus*			+					
25. *Robinia pseudoacacia*			+					
26. *Sambucus nigra*	+							
27. *Salix caprea*		+						
28. *Salix caprea*		+						
29. *Salix silesiaca*								
30. *Salix cinerea*								
31. *Salix caprea* f. *eliptica*								
32. *Symphoricarpus racemosus*								
33. *Tilia cordata*		+						
34. *Ulmus campestris*								
35. *Ulmus scabra*								
36. *Ulmus effusa*								

Wśród przebadanych korzeni roślin znalazłam u niektórych odrębną formę mykoryzy endotroficznej z pęcherzykami *(Vesiculae)*. Na temat ich morfologii i funkcji śpichrzującej mamy liczne publikacje różnych autorów, z których podstawową jest praca Lihnella (1939). Według Dominika i współpracowników (1953) *Ranunculus aconitifolius* i *Ranunculus montanus* rosnące w bieżącej wodzie (w zespołach roślinnych) tworzyły mykoryzę endotroficzną typu tolypofagicznego z licznymi pę-

cherzykami. Te same gatunki rosnące w miejscach suchszych nie tworzyły pęcherzyków w obrębie mykoryzy tolypofagicznej. Poniżej przytaczam gatunki, u których stwierdziłam ten typ mykoryzy:



Ryc. 2. *Epilobium palustre*. Pęcherzyk. Mykoryza endotroficzna typu tamniskofagicznego
Pow. ok. 100 · .

Typ biologiczny	Gatunki roślin, w których stwierdziłam pęcherzyki	Mykoryza endotroficzna typu: tolipofagicznego	tamniskofagicznego	mieszanego
Θ	*Galinsoga quadriradiata*		+	
Θ	*Melilotus albus*	+	—	—
♃	*Nepeta cataria*	—	+	
♃	*Cirsium arvense*	—	+	—
♃	*Artemisia absinthium*	+	—	—
♃	*Epilobium palustre*	—	+	—
♄	*Robinia pseudoacacia*	—	+	—

Mykoryza pęcherzykowata („vesicular-arbuscular type“ Butler 1939) wywoływana przez rodzaj *Rhizophagus*, należący do rodziny *Endogonaceae*, trafia się dość często u wszystkich typów biologicznych roślin na gruzach.

W obrębie mykoryzy endotroficznej przeważa typ współżycia tolypofagiczny zapewne prymitywniejszy, właściwy roślinności pionierskiej na siedlisku nieustalonym, w warunkach przypadkowych (Dominik i Pachlewski 1956 r.).

Tabela 4
Omówienie wyników badań

Ogólna ilość gatunków	Ilość gatunków mykotroficznych	Ilość gatunków autotroficznych	% gatunków mykotroficznych
140	70	70	50

Rośliny należące do rodziny motylkowych tworzyły oprócz mykoryz bulwki z *Rhizobium leguminosarum*.

Następująca tabela przedstawia ilości gatunków z różnych zbiorowisk roślinnych, ilość gatunków mykotroficznych oraz procent gatunków mykotroficznych w poszczególnych zbiorowiskach.

Tabela 5

Zbiorowiska roślinne	Ilość gatunków	Ilość gatunków mykotroficznych	Ilość gatunków autotroficznych	% gatunków mykotroficznych
1. Ruderalne	33	9	24	27,2
2. Roślin uprawow.	11	4	7	36,3
3. Łąkowe	20	8	12	40
4. Chwasty	26	14	12	53,8
5. Zaroślowe	17	11	6	64,7
6. Leśne	22	16	6	72,7
7. Roślin ozdobn.	11	8	3	72,7
Razem	140	70	70	

Wielkie bogactwo form roślinnych (spektrum biolog.), duży udział drzew-krzewów (36 gat.) i bylin (razem 55,7%) oraz liczne drzewa owocowe: brzoskwinia (*Prunus persica*), śliwy (*Prunus domestica*, *P. insititia*, *P.* spec.) grusza leśna (*Pirus communis*), jest nieomylnym wskaźni-

kiem bonitacji gleby i odpowiedniej mikrobiocenozy potrzebnej do normalnego życia (Dominik 1950, Dominik i Jagodziński 1946). Te gatunki trwałe panują już na gruzach i wypierają pionierskie krótkotrwałe (1—2 letnie) rośliny, które stanowią już tylko 44,3%.

Na ogólną ilość roślin na gruzach, wynoszącą 140 gatunków, jest 50% mykotroficznych, tj. nieco więcej niż na wydmie nadmorskiej, dla której Dominik podaje 47% (Dominik 1951).

Tabela 6
Spektrum biologiczne roślinności na gruzach

Ogólna ilość gatunków na gruzach	Gatunki trwałe							Gatunki krótkotrwałe (1—2-letnie)	
	Drzewa	Krzewy	Razem drzewiaste		Byliny	Razem gatunków trwałych			
	Ilość	Ilość	Ilość	%	Ilość	Ilość	%	Ilość	%
140	24	12	36	25,7	42	78	55,7	62	44,3

Roślinność panująca na gruzach pochodzi z siedmiu odrębnych zbiorowisk roślinnych (tabl. 5). Mieszanina tych różnych elementów objęła gruzy w swe posiadanie, wytworzyła nową fitocenozę.

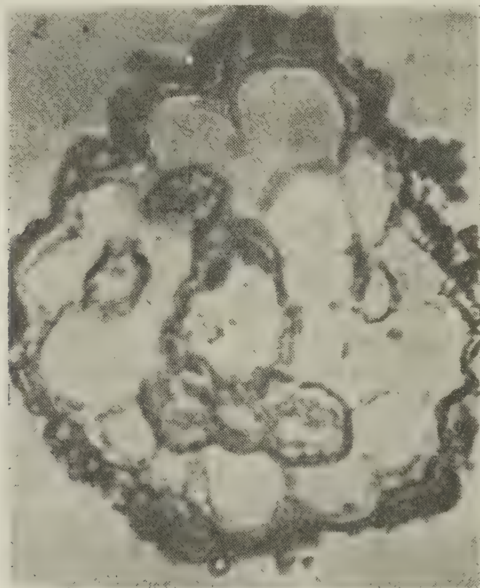
Najliczniej występujące typowe „ruderalia" (33 gat.) mają najmniejszy stopień przegrzybienia — 27,2%, są to bowiem pionierzy na jałowym rumoszu ceglanym, zamiast gleby mają gruz i kurz; wydma przednia nadmorska (*Ammophiletum arenariae*, Dominik, 1951) z wyjątkiem wierzb jest całkiem pozbawiona roślin mykotroficznych. Analogia sama się narzuca — w obu przypadkach rośliny zdobywają sobie dziewiczy teren, gleby *sensu stricto* jeszcze nie ma. Rozwój współżycia z grzybami jest tu bardzo utrudniony z powodu struktury podłoża.

Następne grupy roślinne, mniej liczne, w miarę zajmowania gruzów wykazują rosnący procent przegrzybienia, dochodzący u „leśnych" do 72,7% mykotroficznych gatunków, czyli najwyższy stopień mykotrofizmu.

Jest to zrozumiałe, gdy zważymy, że w skład tego zespołu pionierskiego wchodzą prawie wszystkie drzewa i krzewy, stanowiące zwykle 2 i 3 piętro leśne. Oprócz mykoryz endotroficznych występują różne typy mykoryz ektotroficznych. Podłoże glebowe, przygotowane biologicznie przez poprzednie grupy roślin zielonych, coraz bardziej się „urabia", co też sprzyja rozwojowi grzybni mykoryzowej. Dzięki temu wyrastają na gruzach gaje złożone z brzóz (*Betula alba*), wiązów (*Ulmus* spec. spec.), jesionu (*Fraxinus excelsior*), klonów (*Acer* spec. spec.), (ryc. 3—4), lipy (*Tilia cordata*), topoli (*Populus* spec. spec.) (ryc. 5), gruszy leśnej (*Pirus communis*), śliw (*Prunus* spec. spec.) itd.

Rozwój bogatej flory drzewiastej (36 gat.) jest tylko jednym ogniwem w łańcuchu przemian biologicznych, które wszędzie i zawsze zachodzą w przyrodzie, a na gruzach sama natura założyła doświadczenia i próby, wykorzystując istniejący przypadek wojenny.

Występowanie drzew na gruzach ma swój głęboki sens. Drzewa te są pionierami lasu, przygotowują niezbędne warunki biologiczne do zalesie-



Ryc. 3. *Betula alba*. Ektoendotroficzna mykoryza. Przekrój poprzeczny korzenia

Pow. ok. 150

nia nowego obszaru podstawowymi komponentami leśnymi. Jest to proces długotrwały, prowadzący do zwarcia koron drzew, nagromadzenia się ściółki, uformowania odpowiedniej mikrobiocenozy glebowej, leśnej.

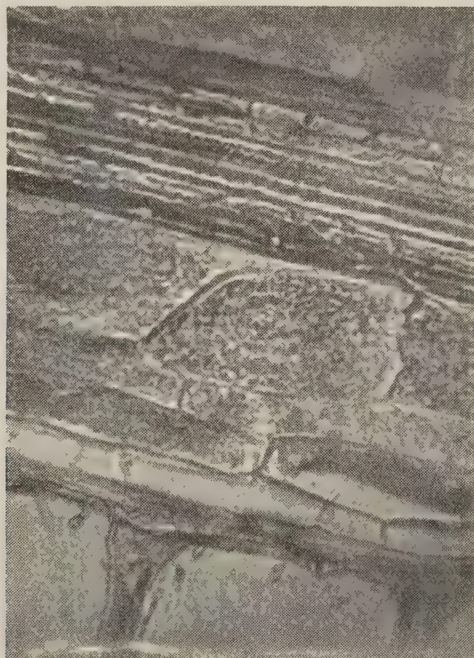
Ten łańcuch sukcesywnego rozwoju naturalnego flory na gruzach urywa i niszczy ingerencja człowieka, który uporczywie usuwa gruzy i tym samym niszczy bogatą szatę roślinną, która tak wspaniale się rozwinęła.

WNIOSKI

Badania mykotrofizmu skomplikowanego zbiorowiska pionierskiego (jakim jest roślinność na gruzach) pozwalają wysnuć pewne wnioski konkretne o znaczeniu teoretycznym i praktycznym:

1. Rośliny mogą się rozwijać w najtrudniejszych warunkach bezglebowych, gdzie muszą sobie wytworzyć glebę i doczekać odpowiedniej mikrobiocenozy, potrzebnej do normalnego rozwoju.

2. Na stanowiskach bezglebowych mogą się tworzyć zespoły naturalne, pionierskie w ciągu niewielu lat. Musiało to się dziać na naszych terenach po cofnięciu się lodowców.



Ryc. 4. *Acer platanoides*, sporangiola w stanie bardzo silnego trawienia. Mykoryza endotroficzna typu tamniskofagicznego. Przekrój podłużny Pow. ok. 400 ×.

3. Stwierdzenie obecności mikroorganizmów glebowych w gruzach domów: *Rhizobium leguminosarum*, *Rhizophagus* spec. (mykoryza z pęcherzykami), grzyby z grupy *Hymenomycetes* (mykoryzy ektotroficzne) oraz inne mikroorganizmy, jest przyczynkiem dla mikrobiologii glebowej.

4. Praca niniejsza potwierdza wnioski Dominika (1951) w pracy o wydmach nadmorskich, że występowanie mykoryzy jest uzależnione od ustalania się podłoża, nagromadzenia się próchnicy oraz od skompletowania składu gatunkowego zespołu.

5. Przebadanie mykotrofizmu roślinności na gruzach daje podstawę do wnioskowania o możliwościach samorzutnego rozprzestrzeniania się grzybów mykoryzowych, co jest ważną wskazówką dla leśnictwa, mają-

cego do czynienia z zalesianiem hałd kopalnianych, gdzie warunki ekologiczne są zbliżone do stosunków na gruzach po zniszczonych miastach.

6. Roślinność na gruzach przez swą działalność pionierską dokonuje swoistej biologicznej melioracji obszarów bezglebowych i bezleśnych, stwarzając sprzyjające fizykochemiczne i biologiczne środowisko dla rozwoju lasu.



Ryc. 5. *Populus italica*. Przekrój podłużny mykoryzy endotroficznej typu mieszanego (tamniskofagicznego i tolypofagicznego)
Pow. ok. 250 ×.

7. Wiedząc jakimi drogami biegnie rozwój zespołów naturalnych, które tworzą nową szatę roślinną i nową glebę, możemy wytyczać drogi dla trudniejszych zalesień, zazielenień miast zniszczonych i nieużytków.

8. Przebadanie florystyczne gruzów daje podstawę do wnioskowania o przenoszeniu się chwastów na tereny uprawne.

9. Występowanie samorzutne na gruzach licznych drzew owocowych i wielu roślin ozdobnych jest wskazówką dla ogrodników.

10. Stwierdzenie tworzenia się nowych gleb z gruzów przy współudziale roślin ruderalnych jest przyczynkiem dla gleboznawstwa.

Ogólny wniosek z tej pracy: gruzy odłogujące przez 10 lat w normalnym naszym klimacie nizinnym dzięki infekcji naturalnej zdolne są, po-

mimo najtrudniejszych warunków odżywiania na podłożu bezglebowym, rozwinąć bogate życie roślinne naziemne i podziemne, tworząc skomplikowany zespół nizinny.

Niech mi wolno będzie na tym miejscu złożyć podziękowanie kierownikowi naukowemu tej pracy, prof. drowi Tadeuszowi Dominikowi.

Polskiej Akademii Nauk wdzięczna jestem za przyznanie choć skromnej dotacji na wykonanie tych badań.

(Wpłynęło dn. 26.III.1956 r.)

SUMMARY

In the years 1953—1955 the plants which had grown up on the ruins of houses shattered in Wrocław in the second world war were investigated in respect to mycotrophic properties.

The thick layer of easily permeable debris gives rise to the very special ecological conditions of that habitat. The rocklike structure of the „soil" is produced by the disintegration of ruins, primely brick and mortar. The content of mineral salts and organic compounds in the debris is by no means less than in the known natural soils and pH is approximately neutral. These conditions favour the development of an abundant plant cover.

Tables in the paper list the species of the habitat and their mycotrophic properties. The total number of species found on the ruins is about 140 and half of them display mycotrophic properties.

The flora of the ruins can be divided into seven distinct groups in respect to the origin of the species: antropochoric plants, cultivated plants, meadow plants, weeds, wood plants and ornamental plants. The groups display successive mycotrophic development, starting with the pioneer, typically antropochoric plants of low mycotrophic properties (27,7%) growing on barren brick debris where the symbiosis with fungi is very difficult. As the substratum becomes more adapted the successively appearing groups display an increasing percentage of mycotrophic properties which is highest (72,7%) in wood plants.

Within the endotrophic mycorhiza the tolypophagic type predominates.

The vesicular arbuscular type of mycorhiza caused by Rhizophagus spec. is fairly common in all the biological types of the habitat.

In addition to the above observations the present research gives ground for the following conclusions of theoretical and practical significance:

1) In the lowland climate of this country a rich surface and underground plant life forming a complex lowland association can develop on ruins lying idle for ten years in spite of the difficult food conditions of the soilless substratum.

2) The present results confirm the conclusions reached by Dominik (1951) in his investigation of seaside dunes, i. e. that the appearance of mycorhiza depends on the stabilization of the substratum, the accumulation of humus and completion of soil composition.

3) The finding in the ruins of houses of such microorganisms as Rhizobium leguminosarum, Rhizophagus spec. („vesicular arbuscular type"). fungi of the Hymenocytes group (ectotrophic mycorhiza) and others provides additional factual data for researches on soil microbiology.

4) The study of mycotrophic properties of plants growing on ruins furthers the understanding of the ability of self-propagation of mycorhizic fungi, which may be of great significance for afforesting mine dumps.

5) Owing to their pioneering activities plants growing on ruins accomplish a specific biological melioration of soilless and unforested areas thus creating an environment with physicochemical and biological conditions favouring the development of forests.

6) The study of the ruinous flora gives ground to conclusions on the migration of weeds to cultivated ground.

7) The fact that new soils are formed from ruins by the activity of antropochoric plants is of significance for soil research.

LITERATURA

Björkmann E., 1942. Über die Bedingungen der Mykorhizabildungen bei Kiefer und Fichte. Symbol. Bot. Ups. 6 (2).

Butler E. J., 1939, The occurrence and systematic position of the vesicular-arbuscular type of mycorhizal fungi, The British Mycological Society Transaction 22.

Dominik T. i Jagodziński St., 1946. Badania nad mykorhizą niektórych drzew owocowych w Ogrodach Kórnickich, Pam. Zakł. Bad. Drzew i Lasu. Kórnik.

Dominik T., 1948, Przyczynek do znajomości mykorhizy u wiąza polnego, Acta Soc. Bot. Pol. 19 (1): 56—78.

Dominik T., 1950. Badania mykotrofizmu dzikich grusz na terenie Polski z uwzględnieniem warunków bioekologicznych. Acta Soc. Bot. Pol. 20 (1): 255—303.

Dominik T., 1950, Mykorhiza, PWRL, Warszawa.

Dominik T., 1951, Badania mykotrofizmu roślinności wydm nadmorskich i śródlądowych, Acta Soc. Bot. Pol. 21 (1—2): 125—164.

Dominik T., 1953. Mykotrofizm rodzimy traw *(Graminaee)*, Post. Wiedzy Rol.. Warszawa.

Dominik T. i Nespiak A.. 1953. Badanie mykotrofizmu zespołów roślinnych krainy kosodrzewu w granitowych Tatrach. Acta Soc. Bot. Pol. 12 (4): 753—769.

Dominik T., Nespiak A. i Pachlewski R., 1954, Badanie mykotrofizmu roślinności zespołów na skałkach wapiennych w Tatrach. Acta Soc. Bot. Pol. 13 (3): 471—485.

Dominik T.. 1955. Projekt nowego podziału mykoryz ektotroficznych oparty na cechach morfologiczno-anatomicznych (maszynopis).

Dominik T. i Pachlewski R., 1956, Badanie mykotrofizmu zespołów roślinnych regla dolnego w Tatrach, Acta Soc. Bot. Pol. 15 (1): 3—26.

Schube T., 1903, Die Verbreitung der Gefässpflanzen in Schlesien. Schl. Ges. f. vaterländische Kultur. Breslau.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Wpływ glukozy na elementy strukturalne jądra u *Lupinus albus* L.

Influence du glucose sur les éléments structuraux du noyau chez Lupinus albus L.

M. J. OLSZEWSKA

WSTĘP

Jądro i jego elementy strukturalne oraz jąderko reagują na stan odżywienia komórki.

U roślin głodzonych następuje zmniejszenie średnicy jądra, zmniejszenie a nawet zanik jąderka oraz zanikanie struktur chromatynowych jądra. Ostatnio podałam (1955) przegląd literatury dotyczącej tego zagadnienia oraz wyniki moich własnych obserwacji.

Tematem niniejszej pracy jest zachowanie się jądra u roślin uprzednio głodzonych, następnie umieszczonych na pożywce z glukozą. Zagadnienie to rozpatrywało szereg autorów: Sabline (1903) u *Vicia faba*, Maige (1922 a, b i 1925) u *Phaseolus vulgaris* i *Solanum tuberosum*, Hocquette i Prudhomme (1952), Hocquette, Montreuil i Serge (1952), Hocquette i Hocquette (1953) u *Phaseolus vulgaris* i *Cucurbita*, Olszewska (1953b) u *Lupinus albus* i *L. luteus*.

Według wspomnianych autorów po przeniesieniu roślin uprzednio głodzonych do pożywek zawierających cukier (najczęściej sacharozę) następuje: 1. Stosunkowo nieznaczny wzrost średnicy jądra, natomiast wybitny wzrost wymiarów jąderka (Maige 1922 a, b, 1925, Hocquette i Prudhomme 1952, Olszewska 1953 b). Sabline (1903) stwierdził jedynie wzrost wymiarów jądra. 2. Wzbogacenie jąder w chromatynę (Sabline 1903). U *Phaseolus vulgaris* według badań Hocquette'a i Prudhomme'a (1952) następuje wzrost liczby chromocentrów w jądrze. 3. Pojawienie się przy jąderku związanych z nim chromocentrów (Hocquette i Prudhomme 1952). 4. W porównaniu z roślinami głodzonymi następuje wzrost poziomu fosforu KRN (kwasu rybonukleinowego) (Hocquette, Montreuil i Serge, 1952). 5. Poziom fosforu KDN (kwasu dezoksyrybonukleinowego) u roślin

kontrolnych, u roślin głodzonych oraz u roślin uprzednio głodzonych, a następnie przeniesionych na pożywkę z sacharozą, nie ulega zmianie (Hocquette, Montreuil i Serge, l. c.).

W publikacjach Hocquette'a i jego współpracowników, ukazujących się w postaci krótkich komunikatów, brak jest danych dotyczących metodyki oraz liczebności materiału. Z tego względu wydało mi się celowe podjęcie badań dokładniejszych i przeprowadzonych na innym materiale.

MATERIAŁ I METODY

Materiał do badań stanowiły korzenie i części podliścieniowe *Lupinus albus* L. 2—3 dniowe zarodki pozbawione liścieni umieszczone były przez 15 dni w sterylizowanym piasku zwilżanym wodą destylowaną, w ciemności; temp. otoczenia wynosiła 18—21°C. Po tym okresie głodzenia rośliny były przenoszone do piasku zwilżanego wodnym roztworem glukozy i pozostawione również w ciemności, w tej samej temperaturze. Przed rozpoczęciem doświadczenia piasek był całkowicie zwilżony roztworem glukozy. Co 24 godziny dolewano do kultur odpowiednio dobraną ilość tej pożywki tak, aby utworzyła się na powierzchni piasku warstwa grubości ok. 2 mm. Stosowałam roztwory 1%, 2%, 4% i 6%. Przy tak postawionym doświadczeniu należało się liczyć z tym, że w miarę upływu dni doświadczenia stężenie glukozy w pożywce ulega zmianie. W tych samych dniach, kiedy pobierano materiał do utrwalania, oznaczano zawartość glukozy w pożywce metodą Hagedorna i Jensena. Po 24 godz. od przeniesienia roślin na pożywki z cukrem stężenie glukozy było najwyższe (dwukrotnie wyższe od stężeń początkowych), w następnych dniach stężenie glukozy przekraczało o ok. 25% stężenie początkowe.

Z każdego stężenia glukozy utrwalałam materiał po upływie 1 dnia, 2 dni, 4 dni i 7 dni przebywania roślin na tych pożywkach. Był to więc odpowiednio 1, 2, 4 i 7 dzień doświadczenia. Hodowle na 4% i 6% glukozie zakażały się po 5—6 dniach, wskutek czego nie udało mi się uzyskać zdrowego materiału z 4% i 6% glukozy po upływie 7 dni doświadczenia.

Rośliny kontrolne były wysiewane do doniczek z ziemią ogrodową i pozostawione w pracowni w normalnych warunkach oświetlenia. Utrwalano materiał równy wiekiem najstarszym roślinom doświadczalnym, tzn. liczącym 22 dni.

Korzenie długości ok. 7 mm licząc od wierzchołka wzrostu oraz wycinki z hypokotyla długości 0,5—1 cm od granicy korzenia utrwalałam w płynie Helly. Następnie materiał był płukany przez 48 godz. w wodzie bieżącej i po odwodnieniu zatopiony w parafinie. Skrawki mikrotomowe podłużne były krajane na grubość ok. 8 μ; preparaty z hypokotyla roślin kontrolnych były krajane na grubość ok. 19 μ. Skrawki barwiłam hema-

toksyliną żelazową Heidenhaina, pyroniną i zielenią metylową według Chayena (1952) oraz stosowałam reakcję Feulgena, przy czym jąderka zabarwiałam zielenią jasną według Semmensa i Bhaduri; preparaty kontrolne były umieszczane w odczynniku Schiffa bez uprzedniej hydrolizy. Ekstrakcję KRN przeprowadzałam za pomocą 10% kwasu nadchlorowego według wskazówek Ericksona, Saxa i Ogura (1949); preparaty kontrolne były umieszczane w wodzie destylowanej.

Statyczną istotność różnicy obliczałam według wzorów podanych przez Barbackiego (1951). Uzyskaną stąd wartość t' porównywałam z wartością t z tabeli Fishera. Wartość ta zależnie od ilości stopni swobody n i prawdopodobieństwa P wynosi:

	$P = 95\%$	$P = 99\%$
$n = 30$	2,042	2,750
$n = 60$	2,000	2,660
$n = 100$	1,960	2,576

Średnią ilość chromocentrów ustalałam na podstawie obliczeń u co najmniej 50 jąder dla kory pierwotnej strefy wydłużania korzenia oraz co najmniej 100 jąder miękiszu kory pierwotnej hypokotyla. Obok wartości średniej arytmetycznej $\bar{x}$ podaję wartość odchylenia średniego s.

BADANIA WŁASNE

Po upływie kilku dni od przeniesienia roślin głodzonych na pożywkę z glukozą obserwuje się wyraźny wzrost roślin. Długość strefy merystematycznej korzenia znacznie się zwiększa. Już po 24 godz. przebywania roślin na pożywce z glukozą widoczne jest na preparatach zakładanie się korzeni bocznych.

Podobnie jak w badaniach przeprowadzonych u roślin głodzonych w niniejszej pracy obserwowałam zachowanie się euchromocentrów, euchromocentrów jąderkowych, jąderka oraz przebieg mitoz.

EUCHROMOCENTRY

U roślin kontrolnych, tj. posiadających liścienie, rosnących w ziemi ogrodowej, w normalnych warunkach oświetlenia, najczęściej spotyka się w jądrach 26—30 euchromocentrów, przy czym w miarę różnicowania tkanek średnia ilość euchromocentrów wzrasta (Olszewska 1954). Średnia ilość euchromocentrów w jądrach komórek kory pierwotnej w strefie wydłużania korzenia wynosi 27,6 (s = 2,9), a w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla — 31,9 (s = 7,7). U roślin głodzonych (Olszewska 1955) w strefie wydłużania korzenia jest średnio 24,3

euchromocentrów (s = 4,4), w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla — 28,2 (s = 7,1). Różnica średniej ilości euchromocentrów u roślin kontrolnych i głodzonych jest istotna statystycznie; dla strefy wydłużania korzenia $t = 8{,}25$, dla jąder miękiszu kory pierwotnej hypokotyla $t = 4{,}62$.

Wyniki obliczeń euchromocentrów u roślin uprzednio głodzonych, a następnie przeniesionych na pożywkę z glukozą przedstawione są na tabeli 1 i 2.

Tabela 1

L. albus L. Średnia ilość euchromocentrów w jądrach strefy wydłużania korzenia u roślin rosnących na pożywce z glukozą po uprzednim 15-dniowym głodzeniu

Quantité moyenne d'euchromocentres dans les noyaux de la zône d'allongement de la racine des plantes croissantes sur la substance nutritive contenante le glucose et précédé d'un jeûne de 15 jours

Początkowe stężenie glukozy w pożywce / Concentration initiale du glucose dans la substance nutritive	Dni doświadczenia / Jours de l'expérience							
	1		2		4		7	
	x	s	x	s	x	s	x	s
1%	23,7	4,2	27,5	5,0	brak danych		brak danych	
2%	24,8	6,4	28,0	3,4	27,5	6,3	28,8	4,3
4%	26,7	5,7	29,4	6,7	29,4	6,3	brak danych	
6%	27,1	3,4	28,8	4,0	30,0	4,0	brak danych	

Tabela 2

L. albus L. Średnia ilość euchromocentrów w jądrach miękiszu kory pierwotnej u roślin uprzednio głodzonych przez 15 dni, a następnie przeniesionych na pożywkę z glukozą

Quantité moyenne d'euchromocentres dans les noyaux du parenchyme corticale de l'axe hypocotylé des plantes croissantes sur la substance nutritive contenante le glucose et précédé d'un jeûne de 15 jours

Początkowe stężenie glukozy w pożywce / Concentration initiale du glucose dans la substance nutritive	Dni doświadczenia / Jours de l'expérience							
	1		2		4		7	
	x	s	x	s	x	s	x	s
1%	28,2	4,1	30,4	4,3	32,0	5,3	35,3	7,0
2%	29,0	4,9	29,3	4,1	32,0	4,0	37,7	6,1
4%	28,2	4,8	29,9	7,6	36,1	8,0	brak danych	
6%	29,2	1,6	30,6	5,8	39,2	8,1	brak danych	

Jak wynika z powyższych tabel, wydaje się, iż średnia ilość euchromocentrów w jądrze jest zależna od stężenia glukozy w pożywce. Jednak nie we wszystkich przypadkach różnice te są istotne statystycznie.

W strefie wydłużania korzenia różnica statystycznie istotna jest jedynie w 1 dniu doświadczenia między roślinami rosnącymi w 1% i 4% glukozie (t = 2,63), oraz między 1% i 6% glukozą (t = 4,7). W dalszych dniach doświadczenia wartość *t* obliczona dla 1% i 4% glukozy bliska jest wartości *t* z tablic Fishera, lecz jej nie przekracza.

W jądrach hypokotyla średnia ilość euchromocentrów różni się istotnie w różnych stężeniach glukozy dopiero w 4 dniu doświadczenia (z wyjątkiem glukozy 1% i 2%); dla roślin rosnących na pożywkach, w których początkowe stężenie glukozy wynosiło 2% i 4%, *t* = 4,65; przy początkowych stężeniach 4% i 6% *t* = 2,63. Dla glukozy 1% i 2% nawet w 7 dniu doświadczenia różnica nie jest istotna.

Średnia liczba euchromocentrów w jądrze wzrasta w miarę długości okresu przebywania roślin na pożywce z glukozą. Różnice między pierwszym a ostatnim dniem doświadczenia są w większości wypadków istotne statystycznie:

strefa wydłużania korzenia:

początkowe stęż. glukozy w pożywce 1% 1—2 dzień doświadczenia *t* = 4,18
początkowe stęż. glukozy w pożywce 2% 1—7 dzień doświadczenia *t* = 3,79
początkowe stęż. glukozy w pożywce 4% 1—4 dzień doświadczenia *t* = 1,75 (różnica nieistot.)
początkowe stęż. glukozy w pożywce 6% 1—4 dzień doświadczenia *t* = 3,76

miękisz kory pierwotnej hypokotyla:

początkowe stężenie glukozy w poż. 1% 1—7 dzień doświadczenia *t* = 8,76
początkowe stężenie glukozy w poż. 2% 1—7 dzień doświadczenia *t* = 4,03
początkowe stężenie glukozy w poż. 4% 1—4 dzień doświadczenia *t* = 6,88
początkowe stężenie glukozy w poż. 6% 1—4 dzień doświadczenia *t* = 12,04.

U roślin kontrolnych, równych wiekiem najstarszym roślinom doświadczalnym (a więc liczącym 22 dni), średnia liczba euchromocentrów

w jądrach strefy wydłużania korzenia wynosi 27,6, w korze pierwotnej hypokotyla — 30,6. W zestawieniu ze średnią ilością euchromocentrów w strefie wydłużania korzenia u roślin z 2% glukozy różnica nie jest istotna statystycznie, $t = 1,6$. (Z innych stężeń glukozy brak mi danych, dotyczących 7 dnia doświadczenia). Różnica w średniej ilości euchromocentrów w hypokotylu roślin kontrolnych 22-dniowych i w hypokotylu roślin z 1% glukozy, 7 dzień doświadczenia, jest istotna statystycznie, $t = 4,7$.



Ryc. 1. *L. albus* L. Różna wielkość chromocentrów w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla u roślin rosnących na pożywce z glukozą po uprzednim 15-dniowym głodzeniu
Grandeur différente d'euchromocentres dans les noyaux du parenchyme corticale de l'axe hypocotylé des plantes cultivées sur la substance nutritive, additionée de glucose et précédées d'un jeûne de 15 jours

Średnia ilość euchromocentrów w jądrach strefy wydłużania korzenia u roślin umieszczonych na pożywce z glukozą jest — podobnie jak u roślin kontrolnych i głodzonych — zawsze niższa od średniej ilości euchromocentrów w miękiszu kory pierwotnej części podliścieniowej. Różnice te są istotne statystycznie z wyjątkiem 1 i 2 dnia na 4% glukozie.

W ciągu wszystkich dni doświadczenia euchromocentry reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa (średnia ilość euchromocentrów obliczona na preparatach barwionych hematoksyliną jest bliską średniej ilości euchromocentrów uzyskanej z preparatów poddanych reakcji Feulgena). Zieleń metylowa barwi euchromocentry — podobnie jak u roślin kontrolnych — na kolor niebiesko-zielony.

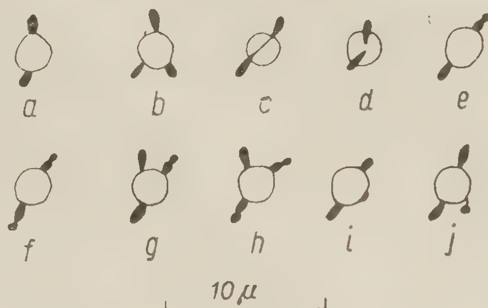
U roślin kontrolnych wszystkie euchromocentry są mniej więcej tej samej wielkości (O l s z e w s k a 1954). Natomiast u roślin uprzednio głodzonych, a następnie przeniesionych na pożywkę z glukozą obserwuje się rozmaitą wielkość euchromocentrów w poszczególnych jądrach (ryc. 1); najmniejsze euchromocentry leżą na granicy widzialności.

EUCHROMOCENTRY JĄDERKOWE

U roślin kontrolnych występują przy jąderku najczęściej 2 euchromocentry jąderkowe (O l s z e w s k a 1954). U roślin głodzonych zmniejsza się % jąder posiadających więcej niż 2 euchromocentry jąderkowe i nie-

znacznie wzrasta % jąder z 1 euchromocentrem jąderkowym (O l s z e w s k a 1955).

U roślin rosnących na pożywce z glukozą (po uprzednim 15 dniowym głodzeniu) kształt euchromocentrów jąderkowych jest w zasadzie podobny do kształtu euchromocentrów jąderkowych u roślin kontrolnych (ryc. 2). Spotyka się jednak szereg obrazów, których nie widziałam u roślin kontrolnych. Widuje się euchromocentry jąderkowe połączone „mostkiem" Feulgen-pozytywnym, przebiegającym poprzez jąderko (ryc. 2c). Niekiedy spotykałam euchromocentry jąderkowe leżące blisko siebie, a nie na przeciwległych krańcach jąderka, jak u roślin kontrolnych (ryc. 2d). Bardzo częstym zjawiskiem jest występowanie na końcach euchromocentrów jąderkowych kulek reagujących pozytywnie na odczynnik Schiffa. Kuleczki takie można obserwować zarówno przy 2 euchromocentrach jąderkowych (mogą występować na jednym z euchromocentrów jąderkowych — jak na ryc. 2e, lub na obu euchromocentrach jąderkowych — ryc. 2f), jak i w przypadku większej ich ilości (ryc. 2g, h). Nigdy nie obserwowałam więcej niż jedną kuleczkę odcinającą się od końcowej części euchromocentru jąderkowego.



Ryc. 2. *L. albus* L. Jąderka z chromocentrami jąderkowymi
Nucléoles avec les chromocentres nucléolaires

Niekiedy można zauważyć pojawianie się na powierzchni jąderka drobnych ziarenek dających pozytywną reakcję Feulgena (ryc. 2i). Być może, że są to te same ziarenka Feulgen-pozytywne, które w innych jądrach znajdują się w pewnej odległości od jąderka, ale połączone są z nim nitką reagującą pozytywnie na odczynnik Schiffa (ryc. 2j).

Euchromocentry jąderkowe u roślin doświadczalnych, podobnie jak u kontrolnych, reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa i barwią się zielenią metylową na charakterystyczny dla KDN niebiesko-zielony kolor.

Ilość jąder o różnej liczbie euchromocentrów jąderkowych jest zestawiona na tabeli 3. W obliczeniach tych euchromocentr jąderkowy z Feulgen-pozytywną kulką na końcu był liczony jako 1. (Dla przykładu: ryc. 2e—2 euchromocentry jąderkowe).

Na podstawie tych danych nie można znaleźć żadnej prawidłowości między stężeniem glukozy a ilością jąder, których jąderka mają więcej niż 2 euchromocentry jąderkowe, ani upływem dni doświadczenia a ilością jąder zawierających więcej niż 2 euchromocentry jąderkowe.

Tabela 3

Lupinus albus L. Ilość euchromocentrów jąderkowych w % w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla u roślin rosnących na pożywce z glukozą

Quantité d'euchromocentres nucléolaires en % dans les noyaux du parenchyme corticale de l'axe hypocotylé des plantes cultivées sur les solutions du glucose

Początkowe stężenie glukozy w pożywce Concentration initiale du glucose dans la substance nutritive	Dzień doświadczenia Jour de l'expérience	Ilość jąder o liczbie euchromocentrów jąderk. La quantité de noyaux contenant le nombre d'euchromocentres nucléolaires			
		brak euchromocentrów jąderkowych l'absence d'euchr. nucléolaires	1	2	3 i więcej
1%	1	29	—	41	30
	2	—	—	71	29
	4	—	—	75	25
	7	—	—	82	18
2%	1	2	1	80	19
	2	—	—	87	13
	4	—	6	85	9
	7			52	48
4%	1	—	—	64	36
	2	—		65	35
	4	1	3	64	32
	7	brak danych			
6%	1	—	—	65	35
	2	—	—	90	10
	4	—	8	74	18
	7	brak danych			

W porównaniu z miękiszem kory pierwotnej hypokotyla roślin głodzonych obserwuje się zmniejszenie ilości jąder z 1 euchromocentrem jąderkowym lub pozbawionych euchromocentrów jąderkowych, natomiast następuje wybitne zwiększenie ilości jąder z 3 lub więcej euchromocentrami jąderkowymi.

W porównaniu z miękiszem kory pierwotnej hypokotyla roślin kontrolnych jest mniejszy % jąder z 3 lub więcej euchromocentrami jąderkowymi, przy czym obserwuje się duże wahania: od 10% do 48% jąder posiada więcej niż 3 euchromocentry jąderkowe. Maksymalna obserwowana przeze mnie ilość euchromocentrów jąderkowych wynosi 6 — znalazłam 1 takie jądro w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla z 1% glukozy w 1 dniu doświadczenia; jądro to posiadało 24 euchromocentry.

JĄDERKO

W jądrach roślin kontrolnych występuje z reguły tylko 1 jąderko. U roślin głodzonych w strefie wydłużania korzenia 11%, a w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla 40% jąder nie posiadało jąderka. Średnia wielkość jąderka ulega wskutek głodzenia zmniejszeniu o przeszło 90% (Olszewska 1953a, 1955).

Po przeniesieniu roślin głodzonych na pożywkę z glukozą następuje wzrost średnicy jąderka, przy czym obserwuje się pewną zależność między wymiarami jąderka a stężeniem glukozy w pożywce. W glukozie 6% w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla wymiary jąderka przekraczają wymiary jąderka u roślin kontrolnych (Olszewska 1953b).

W jądrach strefy wydłużania korzenia, a także w jądrach merystemu korzeniowego przy obecności glukozy w pożywce (po uprzednim 15 dniowym głodzeniu) następuje jedynie wzrost średnicy jąderka. Natomiast w niektórych jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla poza zwiększeniem średnicy jąderka pojawiają się 2, zupełnie wyjątkowo 3 lub 4 jąderka. Na tabeli 4 zestawione są dane dotyczące ilości jąder posiadających więcej niż 1 jąderko.

Tabela 4

L. albus L. Ilość jąder w % posiadających 2 lub więcej jąderek w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla roślin rosnących na pożywce z glukozą

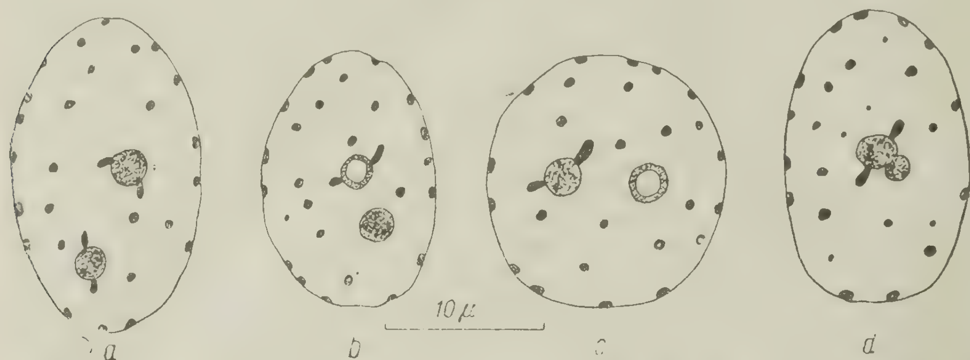
Quantité de noyaux en % contenants 2 ou davantage de nucléoles dans la parenchyme corticale de l'axe hypocotylé des plantes cultivées sur les solutions du glucose

Początkowe stężenie glukozy w pożywce / Concentration initiale du glucose dans la substance nutritive	Dni doświadczenia / Jours de l'expérience			
	1	2	4	7
1%	6	—	2	—
2%	10	5	—	—
4%	2	5	—	brak danych
6%	1	2	—	brak danych

Z danych tych wynika, że w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla jądra o dwóch i więcej jąderkach spotyka się głównie w dwóch początkowych dniach doświadczenia. Ponieważ w dalszych dniach doświadczenia takich obrazów nie spotyka się, można przypuścić, że jąderka te zlewają się w jedno. Na słuszność tego przypuszczenia wskazują także obrazy jąder, w których widoczne są 2 jąderka ściśle do siebie przylegające lub połączone wspólnym przesmykiem (ryc. 3).

W jądrach posiadających więcej niż 1 jąderko zupełnie wyjątkowo spotyka się przy jąderkach więcej niż 2 euchromocentry jąderkowe.

Nie zauważyłam żadnej prawidłowości w rozmieszczeniu komórek zawierających jądro z 2 lub więcej jąderkami. Komórki takie mogą występować po kilka w grupie, ale częściej występują one pojedynczo, otoczone komórkami posiadającymi 1 jąderko.



Ryc. 3. *L. albus* L. Jądra z dwoma jąderkami (a, b, c) i zlewanie się jąderek (d) w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla
Noyaux avec deux nucléoles (a, b, c) et la fusion des nucléoles (d) dans la parenchyme corticale de l'axe hypocotylé

W miękiszu kory pierwotnej hypokotyla roślin rosnących na glukozie 1% przez 1 dzień (po uprzednim 15 dniowym głodzeniu) jeszcze 10% jąder nie posiada jąderka.

W niektórych jąderkach znajdują się wakuole. Wakuole te (ryc. 3b, c) — podobnie jak u roślin głodzonych — nie przyjmują barwników i silnie załamują światło. Warstwa o różnej grubości otaczająca wakuole barwi się wszystkimi stosowanymi przeze mnie barwnikami (pyronina, zieleń jasna, hematoksylina). W ten sposób substancja zawierająca KRN, stanowiąca otoczkę wakuoli jąderkowej, zajmuje w stosunku do swej objętości bardzo dużą powierzchnię i znajduje się w najbardziej zewnętrznej części jąderka.

Jąderka bez wakuol jednolicie przyjmują barwniki i barwią się pyroniną na charakterystyczny dla KRN malinowo-czerwony kolor.

PRZEBIEG MITOZY

U roślin głodzonych przez 15 dni obserwuje się całkowity zanik aktywności mitotycznej (Olszewska 1955).

U roślin przeniesionych po 15-dniowym głodzeniu na pożywki z glukozą już po 24 godz. widoczne są podziały mitotyczne w komórkach merystemu wierzchołkowego korzenia (z wyjątkiem roślin rosnących w 1% glukozie, u których mitozy pojawiają się później).

Na 206 mitoz zaobserwowanych w merystemie korzeniowym rośliny głodzonej przez 15 dni, a następnie umieszczonej przez 24 godz. w 2% glukozie, telofazy stanowią 51,5%, anafazy — 19,5%, metafazy — 28,6%, profazy — 0,4%. Zważywszy, że czas trwania mitozy wynosi kilka godzin, można przyjąć, że po około 20 godz. przebywania roślin na 2% glukozie pojawia się seria mitoz, które są prawdopodobnie pierwszymi mitozami zachodzącymi po okresie głodzenia.

W 7% mitoz (metafaz, anafaz i telofaz) zachowane jest jąderko, podczas gdy u roślin kontrolnych jąderko jest zachowane w 20% mitoz.

W początkowym okresie doświadczeń z glukozą obszar występowania mitoz ograniczony jest do kilku najbardziej zewnętrznych warstw komórek peryblemu. Komórki te także i pod innymi względami różnią się od innych komórek merystemu korzeniowego. W komórkach znajdujących się w tej części wierzchołka wzrostu, gdzie zachodzą mitozy, cytoplazma jest gęsta i barwi się na intensywny czerwony kolor pyroniną.



Ryc. 4. *L. albus* L. 5 zewnętrznych warstw peryblemu w merystemie korzenia. Z lewej strony widoczne są komórki z gęstą pyroninofilną cytoplazmą

Cinq couches externes du périblème dans le méristème radiculaire. On remarque à gauche des cellules avec le cytoplasme compacte et pyroninophile

(Za pomocą metody ekstrahowania KRN stwierdziłam, że zabarwienie to odpowiada obecności KRN w cytoplazmie). Wakuole są drobne, często nawet nitkowate, jądro znajduje się pośrodku komórki (ryc. 4). Natomiast komórki, w których mitozy na razie nie zachodzą, znajdujące się w wewnętrznej części peryblemu, wyglądają podobnie jak komórki merystemu korzeniowego roślin głodzonych; duża, jedyna wakuola wypełnia prawie całą komórkę, a jądro jest zepchnięte do błony komórkowej. Cytoplazma, stanowiąca przyścienną warstwę, nie barwi się pyroniną.

DYSKUSJA

Zmiany w ilości euchromocentrów w jądrach komórek roślinnych w zależności od warunków odżywienia były dotąd opisane w pracach Hocquette'a i jego współpracowników (Hocquette i Prudhomme 1952, Hocquette i Hocquette 1953, Hocquette 1954a).

Ubywanie euchromocentrów (lub utrata przez nie tych cech chemicznych i fizyko-chemicznych, dzięki którym wykrywa się je za pomocą stosowanych metod) jest związane prawdopodobnie z zanikaniem z jądra substancji, które zostały włączone w procesy o charakterze anabolicznym (dominujące w warunkach głodzenia) i nie zostały odtworzone (Olszewska 1955).

Znana hipoteza Casperssona (1950; Rodkiewicz, Przełęcka, Poznańska 1956) przypisuje główną i decydującą rolę jądru w syntezie białkowej. Według Casperssona pierwszym etapem w syntezie białek jest intensywna produkcja dezoksyrybonukleoproteidów i białek bogatych w kwasy dwuaminowe oraz mniejsze ilości rybonukleotydów w odcinkach chromozomów związanych bezpośrednio z jąderkiem, tzw. heterochromatycznych.

U roślin głodzonych a następnie przeniesionych na pożywkę z glukozą istnieją — jak się wydaje — warunki do intensywnej produkcji białek. Materiał wyjściowy istnieje w postaci dużych ilości azotu w połączeniach nieorganicznych, przede wszystkim azotanów, jako wyniku głodzenia (wykazały to badania Hocquette i Bustraen, 1953), oraz glukoza dodana do pożywki. Zwiększona ilość euchromocentrów mogłaby być — zgodnie z cytowaną wyżej hipotezą Casperssona — wyrazem intensywnej syntezy białkowej.

Podobne stanowisko w sprawie związku między pojawianiem się nowych ziarnistości chromatynowych a wzmożoną produkcją białek zajmuje Hocquette ze swymi współpracownikami, czemu daje wyraz w licznych cytowanych już pracach. Jednak Hocquette i Hocquette (1953) posługując się nie przekonywającą techniką cytochemiczną (metoda barwienia May-Grünwalda i Giemsy) stwierdzają pojawianie się na chromocentrach w okresie „regeneracji" (co oznacza, według tych autorów, okres po przeniesieniu roślin uprzednio głodzonych na pożywkę z glukozą) zabarwienia odpowiadającego obecności KRN. W moim materiale takiego zjawiska nie stwierdziłam.

Hocquette uznaje — dyskutowane ciągle — prawo Boivin-Vendrely o stałości poziomu KDN. Popiera je zresztą badaniami o charakterze ilościowym (Hocquette, Montreuil i Serge, 1952), z których wynika, że zarówno w okresie głodzenia, jak i w okresie „re-

generacji" zawartość KDN utrzymuje się na tym samym poziomie. Metody stosowane przeze mnie mają charakter jedynie jakościowy, wydaje mi się jednak, że przy tak dużych różnicach w ilości chromocentrów nie jest możliwe zachowanie stałego poziomu KDN niezależnie od rodzaju doświadczenia. Prace Holmesa, Mee, Hornseya i Graya (1955), Konarewa (1955), Gruna (1956) wskazują, że w miarę różnicowania tkanek wzrasta poziom KDN w jądrach. W moim materiale — zarówno kontrolnym (1954), jak i doświadczalnym (1955 i praca niniejsza) — w miarę różnicowania tkanek wzrasta przeciętna ilość i wielkość euchromocentrów w jądrach. Na tych podstawach można wysunąć przypuszczenie, że ilość i wielkość euchromocentrów może być wskaźnikiem poziomu KDN w jądrze. W takim razie zmiany w ilości i wielkości euchromocentrów w różnych warunkach doświadczenia mogłyby wskazywać na zmianę w ilości KDN.

Poprzednio przedyskutowałam (1954 i 1955) rolę euchromocentrów jąderkowych. Wydaje się, że ze względu na heterochromatynowy charakter i połączenie z jąderkiem mogą one pełnić szczególnie aktywną rolę w jądrze metabolicznym. Podobny pogląd na te utwory wyrazili ostatnio Ohno i Kinosita (1956). U roślin głodzonych euchromocentry jąderkowe można wyróżnić nawet po zaniknięciu jąderka (Olszewska 1955). Badania Gottschalka (1955) wskazują, że u niektórych roślin w tkankach merystematycznych występują chromocentry, a w tkankach zróżnicowanych zamiast chromocentrów widoczna jest siateczka chromatynowa; w jądrach tkanek zróżnicowanych zawsze jednak przy jąderkach występują fragmenty SAT-chromozomów pod postacią chromocentrów. Fakty te wskazują na trwały charakter morfotyczny chromocentrów jąderkowych. Powstawanie Feulgen-pozytywnych ziarenek na krańcach euchromocentrów jąderkowych w doświadczeniach z glukozą, opisane w niniejszej pracy, potwierdza moje przypuszczenia o dużej aktywności tych utworów.

Przy rozpatrywaniu, w jaki sposób — z punktu widzenia morfologicznego — powstają nowe euchromocentry w doświadczeniach z glukozą, należałoby rozpatrzyć co najmniej 3 możliwości: 1) nowe euchromocentry wyłaniają się bezpośrednio z kariolimfy, 2) nowe euchromocentry powstają na drodze „pączkowania" euchromocentrów jąderkowych, 3) nowe euchromocentry wytwarzają się na powierzchni jąderka, następnie odrywają się od niego i wędrują w kierunku błony jądrowej.

Na poparcie przypuszczenia pierwszego można przytoczyć występowanie w niektórych jądrach bardzo drobnych chromocentrów, których wymiary leżą na granicy widzialności mikroskopu. Więcej jednak dowodów przemawia za słusznością przypuszczenia wysuniętego w p. 2 i 3: występowanie okrągłych ciałek Feulgen-pozytywnych na krańcach eu-

chromocentrów jąderkowych oraz pojawianie się na powierzchni jąderka większej ilości chromocentrów. Powstawanie przy jąderku ziarenek Feulgen-pozytywnych przy doświadczeniach z glukozą obserwowali także Hocquette i Prudhomme (1952).

Wobec zależności liczby euchromocentrów od stanu odżywienia komórki należałoby przyjąć, że w jądrach o tym typie struktury mogą istnieć dwa rodzaje ziarnistości chromatynowych. Jedne z nich są genetycznie związane z chromozomami; są to właściwe euchromocentry. Drugi rodzaj — to ziarnistości pojawiające się w związku ze wzmożonym metabolizmem komórki; Hocquette i współpracownicy nazywają je „les amas chromatiques". Odróżnienie obu tych typów ziarnistości w jądrze spoczynkowym nie jest w tej chwili możliwe i dlatego wydaje mi się słuszniejszy dla tego typu elementów strukturalnych jądra termin bardziej ogólny: chromocentry.

Zmniejszanie się zawartości KRN przy głodzeniu, połączone ze zmniejszaniem się i zanikiem jąderka, podnoszenie się poziomu KRN i zwiększanie średnicy jąderka zgodne jest z poglądem, że wzmożonej produkcji białek w komórce towarzyszy wzrost poziomu KRN.

STRESZCZENIE WYNIKÓW

Rośliny głodzone przez 15 dni (tj. pozbawione liścieni i rosnące na wodzie destylowanej) przenoszono na pożywki zawierające wodne roztwory glukozy w różnym stężeniu. W jądrach strefy wydłużania korzenia i w miękiszu kory pierwotnej hypokotyla pojawiają się nowe chromocentry. Średnia ilość chromocentrów: 1) wzrasta w miarę upływu doświadczenia z glukozą, 2) wydaje się być zależna od stężenia glukozy w pożywce, 3) w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla jest większa niż w strefie wydłużania korzenia. Różnice te są w większości wypadków istotne statystycznie.

U roślin rosnących na pożywce z glukozą od 10% do 48% jąder zawiera więcej niż 2 euchromocentry jąderkowe. Na krańcach chromocentrów jąderkowych pojawiają się ziarenka Feulgen-pozytywne.

Po przeniesieniu roślin głodzonych na pożywki z glukozą następuje wzrost średnicy jąderka, a w początkowym okresie doświadczeń z glukozą obserwuje się jądra z 2, wyjątkowo 3 i 4 jąderkami. Jąderka te następnie zlewają się w jedno.

Po upływie 24 godzin od przeniesienia roślin głodzonych na pożywkę z glukozą w merystemie korzeniowym pojawiają się mitozy, które początkowo zachodzą jedynie w zewnętrznych warstwach peryblemu, w komórkach zawierających gęstą, pyroninofilną cytoplazmę.

Nowe chromocentry prawdopodobnie powstają: 1) na drodze „pączkowania" chromocentrów jąderkowych, 2) bezpośrednio na powierzchni jąderka, 3) wyłaniają się z kariolimfy.

Pojawianie się nowych chromocentrów jest związane ze wzmożoną syntezą białkową.

Prof. drowi F. Skupieńskiemu i prof. dr A. Wałek-Czarneckiej serdecznie dziękuję za cenne wskazówki i rady.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu Łódzkiego

(Wpłynęło dn. 13.IV.1956 r.)

RÉSUMÉ

Les plantes soumises au jeûne de 15 jours (c. à. d. dépourvues de cotylédons et nourries à l'eau distillée) fûrent placées sur les substratums contenants les solutions de glucose aux différentes concentrations. Dans les noyaux de la zône d'allongement de la racine et dans la parenchyme corticale de l'axe hypocotylé apparaissent des nouveaux chromocentres. La quantité moyenne de chromocentres 1. augmente déjà à la suite de la manipulation avec le glucose, 2, semble dépendre de la quantité de glucose dans le milieu nutritif, 3. dans les noyaux du parenchyme corticale d'hypocotyle elle est plus grande que dans la zône d'allongement de la racine. Ces différences sont dans la majorité de cas significatives au point de vue statistique.

Chez les plantes cultivées sur la glucose il y a 10% à 48% de noyaux ayants plus que 2 chromocentres nucléolaires. Sur les bouts des chromocentres nucléolaires apparaissent des granules Feulgen-positifs.

Après avoir transporté les plantules privées de nourriture sur le substratum contenant la solution de glucose, on constate l'acroissement du diamètre du nucléole et dans la première phase de l'expérience on observe les noyaux à 2 et quelquefois 3 et 4 nucléoles. Ces derniers se fusionnent finalement en un seul.

Après 24 h. dépuis le transport des plantules privées de nourriture sur le substratum contenant le glucose, on observe dans le méristème radiculaire l'apparition de mitoses dans les cellules contenant le cytoplasme compacte et pyroninophile.

Des nouveaux chromocentres apparaissent probablement 1. à la suite du bourgéonement de chromocentres nucléolaires, 2. directement sur la périphérie du nucléole, 3. naissent dans la caryolymphe. Apparition de nouveaux chromocentres est en liaison avec l'augmentée synthèse protidique.

LITERATURA

Barbacki S., 1951, Doświadczenia kombinowane, PWRiL, Warszawa, 96 s.

Caspersson T. O., 1950, Cell growth and cell function, W. W. Norton and Comp. Inc., New York, 185 pp.

Chayen J., 1952, The methyl-green-pyronin-method, Exp. Cell. Res., 3, nr 4.

Erickson R. O., Sax K. B., Ogur M., 1949, Perchloric acid in the cytochemistry of pentose nucleic acid, Science 110 : 472—473.

Gottschalk W., 1955, Vergleichend cytologische Untersuchungen an den Ruhe- und Arbeitskernen verschiedener pflanzlicher Gewebe, Planta 45 : 147—165.

Grun P., 1956, Changes during interphase in nucleic acid and protein content of *Tradescantia* root tip nuclei, Exp. Cell. Res. 10 : 29—39.

Hocquette M., 1954a, Amas chromatiques, nucléoles et synthèse protidique, C. R. Ac. Sc. 238 : 607—609.

Hocquette M., 1954b, Noyaux interphasiques et noyaux quiescents (types à eu-chromocentres), acides désoxyribonucléiques et individualité des chromosomes, VIII-e Congr. Intern. Bot. Paris, sec. 9 et 10, 106—107.

Hocquette H., Gilbin B., Hutin R., 1955, Action de l'acide ß-indoloacétique sur les noyaux quiescents au cours de la synthèse protidique (noyaux à euchromocentres), C. R. Ac. Sc. 240: 1126—1127.

Hocquette M. et M-me Hocquette, 1953, Les régions hétérochromatiques du noyau quiescent de Cucurbita et de Phaseolus. Action de l'acide folique, C. R. Ac. Sc. 236 : 841—844.

Hocquette M. et M-me Hocquette, 1954, Rôle physiologique du nucléole dans le noyau quiescent, VIII-e Congr. Intern. Bot. Paris sec. 9 et 10, 107—108.

Hocquette M., Montreuil J. et Serge P., 1952, Variations quantitatives du phosphore total, du phosphore des acides ribo- et désoxyribonucléiques dans l'axe hypocotylé de *Phaseolus vulgaris* au cours de la germination normal, jeûne glucidique après ablation des cytolédons et de la régénération cellulaire, C. R. Ac. Sc. 235: 1525—1527.

Hocquette M. et Bustraen G., 1953, L'azot et ses variations quantitatives dans les axes hypocotylés de *Phaseolus* au cours du jeûne et de la régénération cellulaire par nutrition glucidique, Bull. Soc. Bot. Nord Fr., 6 : 55—57.

Hocquette M. et Prudhomme V., 1952, Structure nucléaire dans l'axe hypocotylé de *Phaseolus vulgaris* L. pendant le jeûne glucidique et au cours des diverses étapes de la régénération cellulaire, C. R. Ac. Sc. 234 : 1472—1474.

Holmes B. E., Mee L. K., Hornsey B., Gray L. H., 1955, The nucleic acid content of cell in meristematic, elongating and fully elongated segments of roots of *Vicia faba*, Exp. Cell Res. 6: 101—113.

Konarew W. G., 1953, O powiedienii nukleinowych kisłot rastienij w usłowijach gołodogo obmiena, D. A. N. S. S. S. R. 89 : 554—555.

Konarew W. G., 1955, O razpriedielenii nukleinowych kisłot w toczkach rosta pobiega i kornia, D. A. N. S. S. S. R. 102 : 361—364.

Maige A., 1922a, Influence de la nutrition organique sur les noyaux des cellules végétales, C. R. Soc. Biol. 87 : 1297—1300.

Maige A., 1922b, Influence de la nature des substances organiques sur la formation de l'amidon dans les cellules végétales, C. R. Soc. Biol. 87 : 303—304.

Maige A., 1925, Alimentation hydrocarbonée de la cellule et variations nucléaires et plastidales, La Cellule 35 : 327—340.

Ohno S., Kinosita R., 1956, On the nucleolus associated chromatin, Exp. Cell. Res. 10 : 66—70.

Olszewska M. J., 1953a, Influence du jeûne forcé sur la grandeur de noyaux et du nucléole chez *Lupinus albus* L. et *Lupinus luteus* L. Bull. Soc. Sc. et. Let. de Łódź Cl. III, 4 (13).

Olszewska M. J., 1953b, L'influence de différentes concentrations de glucose sur les dimensions du noyau et du nucléole chez *Lupinus albus* L. et *Lupinus luteus* L. Bull. Soc. Sc. et Let. de Łódź Cl. III, 4 (10).

Olszewska M. J., 1954, Obserwacje nad euchromocentrami i jąderkiem u *Lupinus albus* L. i *Lupinus albus* L., Acta Soc. Bot. Pol., 23 : 699—725.

Olszewska M. J., 1955, Obserwacje nad wpływem głodzenia na jądro i jąderko u *Lupinus albus* L. i *Lupinus luteus* L., Acta Soc. Bot. Pol., 24: 647—662.

Rodkiewicz B., Przełęcka A., Poznańska H., 1956, Kwasy nukleinowe w komórce, Postępy Biochemii 2: 283—296.

Sabline M. V., 1905, L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les racines de *Vicia faba*, Rév. Gén. Bot. 15: 481—497.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia *(Larix europaea* D. C.)

Further Researches on the Photoperiodic Reaction in Seedlings of the European Larch (Larix europaea D. C.)

W. ŻELAWSKI

WSTĘP

W poprzednio opublikowanej pracy (Żelawski 1956) podano pierwsze wyniki naszych badań dotyczących rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej w związku z reakcją fotoperiodyczną pędu wegetatywnego jedno- i dwuletnich siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.).

Najważniejszym rezultatem tej pracy było poznanie istotnych warunków przebiegu rocznego cyklu rozwojowego siewek, co umożliwiło dość znaczne skrócenie tego cyklu w warunkach laboratoryjnych, przez odpowiednią zmianę stosunków fotoperiodycznych. Hodując rośliny przy nieprzerwanym oświetleniu przez 3—4 tygodnie od skiełkowania przyspieszano ich wzrost (pędzenie), a następnie przez skrócenie dnia uzyskiwano w krótkim czasie — po upływie około 3 tygodni — wykształcenie pączka szczytowego i zwykłe objawy stanu spoczynku. Rośliny pozostające w okresie spoczynkowym zdołano pobudzić do rozwoju pączków działaniem nieprzerwanego światła i ciepła w ciągu 2—3 tygodni. Uzyskano w ten sposób zamknięty cykl rozwojowy modrzewia (odpowiadający całorocznemu cyklowi w naturze) — w czasie około 2 miesięcy. W wyniku dalszych doświadczeń siewki modrzewia pięciokrotnie powtórzyły cały cykl wegetowania w niespełna 11 miesięcy.

Drugim istotnym wynikiem naszych badań było stwierdzenie faktu, że kształtowanie elementów drewna późnego w rocznym słoju przyrostowym jest również silnie związane z długością oświetlenia dziennego.

Jednakże istnieje jakaś zasadnicza różnica w sposobie reagowania na długość dnia merystemu pierwotnego i wtórnego. Pod nieprzerwanym oświetleniem, które nie sprzyja ani tworzeniu się pączka szczytowego, ani powstawaniu komórek drewna późnego, po pewnym czasie jednak

wykształca się (nie zawsze zresztą normalny) pączek szczytowy; natomiast na przekroju poprzecznym strzałki nie tworzą się wyraźne elementy drewna późnego, jakie powstają u siewek w naturze lub przy sztucznie skróconym — do dwóch miesięcy — cyklu wegetowania. Fakty te wskazują na jakościową różnicę obu tych reakcji, jakkolwiek zarówno zakładanie pączka szczytowego, jak i różnicowanie słoja przyrostowego drewna zależą od długości dnia.

W dotychczasowej pracy nie zajmowaliśmy się badaniem istoty zaobserwowanych zjawisk i jakkolwiek przejawy reagowania roślin drzewiastych na długość dnia nazywaliśmy reakcją fotoperiodyczną (w oparciu o literaturę), to jednak byliśmy raczej skłonni przypuszczać, że fotoperiodyzm roślin zielnych, z którym związane jest przejście rośliny w fazę generatywną i fotoperiodyzm „dojrzewania pędów wegetatywnych" u drzew, od którego zależy wstąpienie w stan spoczynku, są to w istocie swej zjawiska odmiennego charakteru.

Jeżeli jednak pod pojęciem fotoperiodyzmu rozumieć zmianę typu różnicowania się merystemów wywołaną działaniem odpowiedniego następstwa światła i ciemności, to wówczas można postawić pytanie, czy pomiędzy fotoperiodyzmem drzew i roślin zielnych istnieje jakieś bliższe podobieństwo, czy też wstępowanie roślin drzewiastych w stan spoczynku pod działaniem krótkich dni — jest jedynie rezultatem skrócenia czasu trwania fotosyntezy w warunkach krótkiego dnia i związanej z tym zmiany procesów biochemicznych w roślinie. W tym drugim wypadku byłoby to więc zjawisko zupełnie odmiennego charakteru, mające z fotoperiodyzmem jedynie tyle wspólnego, że wywołuje je ten sam czynnik zewnętrzny — zmieniająca się długość dnia. Uzyskane poprzednio wyniki nie pozwalały rozstrzygnąć tej kwestii, a od jej rozwiązania zależy przecież kierunek dalszych badań, zmierzających do wyjaśnienia mechanizmu całokształtu tych procesów, które za Moszkowem (1932) określamy ogólnym pojęciem „jesiennego dojrzewania pędu wegetatywnego".

W niniejszej pracy postawiliśmy sobie za cel:

1) Sprawdzenie wyników poprzednich badań; przede wszystkim chodziło o to, czy siewki poddane oddziaływaniu fotoperiodycznemu w lepszych warunkach oświetlenia zareagują tak samo, jak przy stosowanej poprzednio intensywności oświetlenia — około 1000 luksów.

2) Rozstrzygnięcie kwestii, o ile zaobserwowane przez nas zjawiska są typowymi przejawami reakcji fotoperiodycznej, a o ile są one uwarunkowane różnicami czasokresu fotosyntezy (u roślin rosnących przy nieprzerwanym świetle i przy krótkim dniu). Chodziło przy tym o wyjaśnienie, czy stwierdzona poprzednio zależność działalności miazgi od zmiany długości dnia jest także jednym z przejawów reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej, czy też odmienną w warun-

kach krótkiego dnia działalność kambium uznać należy za rezultat ograniczenia fotosyntezy.

W niezbyt licznych, znanych z literatury pracach dotyczących fotoperiodyzmu u drzew nie zajmowano się interesującą nas tutaj kwestią. Dlatego pominiemy omówienie literatury przedmiotu, tym bardziej, że uczyniliśmy to w poprzedniej pracy. Wspomnieć należy jedynie o badaniach K r a m e r a (1936, 1937), i M a t z k e g o (1936), którzy obserwując wpływ światła latarni ulicznych na wzrost i drewnienie pędów roślin drzewiastych, stwierdzili pewne opóźnienie procesu zrzucania liści i wstępowania w stan spoczynku w oświetlonych, nawet słabym światłem, częściach korony.

METODA BADAŃ I OPIS WYKONANYCH DOŚWIADCZEŃ

Obiektem naszych doświadczeń był modrzew europejski z tych samych względów, o których była mowa w poprzedniej naszej pracy. Nasiona użyte do badań pochodziły z terenów lasów doświadczalnych SGGW w Rogowie. Odznaczały się one wysoką — jak na ten gatunek — zdolnością kiełkowania, sięgającą około 50%.

Badania wykonano w szklarni, w której zainstalowano system lamp żarowych o mocy 300 watt każda.

Zdecydowano się na oświetlenie żarowe ze względu na możliwość osiągnięcia wyższych intensywności światła niż przy użyciu lamp jarzeniowych oraz ze względu na korzystniejszy dla fotosyntezy skład spektralny światła żarówek [1].

Lampy rozmieszczono szeregowo w odległości 1 metra od siebie i na wysokości 50 cm ponad roślinami. Silniejszych żarówek nie można było zastosować z powodu obawy przed nadmiernym nagrzewaniem się roślin, a dużej ilości słabszych żarówek nie użyto, gdyż konstrukcja takiego urządzenia zasłoniłaby zbytnio dostęp światła dziennego, na którym nam szczególnie zależało. Klosze do lamp miały taki kształt, aby jak najmniej zasłaniały naturalne światło dzienne, a równocześnie, aby snop światła sztucznego kierowany w dół rozpraszał się możliwie równomiernie na powierzchni stołu.

Dzięki tej instalacji elektrycznej osiągano w szklarni, bezpośrednio pod lampą (na wysokości roślin), następujące intensywności światła (grudzień—styczeń):

---

[1] Podstawę projektu instalacji stanowiły prace M o s z k o w a (1953), K l e s z n i n a (1954), L e m a n a (1955) i G o n c z a r o w a (1955).

w nocy (samo światło żarowe)	1200—1300 luksów
w południe w dzień pochmurny (światło naturalne + żarowe)	3000—4000 „
w południe w dzień pogodny (światło naturalne + żarowe)	6000—7000 „

W lutym i w pierwszych dniach marca intensywność światła wynosiła:

w południe w dzień pochmurny	3000— 5000 luksów
w południe w dzień słoneczny (w cieniu)	8000—10000 „
w południe w dzień słoneczny (w słońcu) [2]	ponad 15000 „

Ilość dni pochmurnych i pogodnych zestawiono w tabeli 1.

Tabela 1

Ilość dni pogodnych, pochmurnych i o pogodzie zmiennej w czasie przeprowadzania doświadczeń

Okresy odpowiadające poszczególnym etapom przeprowadzonych doświadczeń	Ilość dni pogodnych	Ilość dni pochmurnych	Ilość dni o pogodzie zmiennej
1.12 — 30.12	7	18	5
31.12 — 21.1 (I doświadczenie)	9	8	5
22.1 — 10.2	11	6	3
11.2 — 4.3 (II doświadczenie)	10	8	4

Takie warunki oświetlenia — jak wynika z ostatnio opublikowanych danych Lemana (1955) — wystarczają do wyhodowania w okresie zimy normalnych siewek roślin drzewiastych, które ogólnie biorąc są w młodości bardziej cieniowytrzymałe niż warzywa i inne rośliny uprawne. Dla większości drzew wystarcza w tym okresie światło o natężeniu 1500—3000 luksów, a modrzew i inne gatunki światłolubne zadowalają się już 5—6 tysiącami luksów, przy czym ważniejsza od intensywności światła jest długość dnia. Na podstawie wyników własnych badań oraz danych z literatury Leman dochodzi do wniosku, że do hodowli

[2] Różnice intensywności światła na wprost lampy i na skraju stołu, na którym stały doniczki, sięgały w nocy 400—500 luksów, a w dzień nie przekraczały 200 luksów. Starano się ten wpływ wyeliminować przez stałe przestawianie wazonów.

szklarniowej siewek gatunków drzewiastych w zimie wystarcza dodatkowe światło żarowe o intensywności 1000 do 1500 luksów.

Zastosowanie takiego dodatkowego sztucznego oświetlenia w szklarni pozwoliło nam w okresie miesięcy zimowych wyhodować rośliny, które tylko nieznacznie różniły się od rosnących w naturze i miały taki wygląd, jaki osiągają w lesie, gdy rosną w ocienieniu (pod drzewostanem). W ciągu lutego zewnętrzne objawy etiolacji wskutek zwiększenia się nasłonecznienia ustąpiły zupełnie.

Natężenie światła mierzono fotometrami produkcji krajowej (Radiofon-Warszawa) oraz dla kontroli — dodatkowo luksomierzem, wypożyczonym z Głównego Urzędu Miar.

W doświadczeniach naszych, poza nieprzerwanym oświetleniem, na które składało się naturalne światło dzienne i światło żarowe (w dzień) oraz samo światło żarowe (w nocy), stosowaliśmy krótki, dwunastogodzinny dzień bądź przez przysłanianie roślin skrzynkami z listewek obitymi czarnym papierem, bądź wprost przez gaszenie światła i zasunięcie kotary oddzielającej rośliny innych kombinacji, oświetlanych bez przerwy.

Fotoperiod dwunastogodzinny w doświadczeniach z krótkim dniem stosowano ze względu na wyniki poprzednich badań, które ustaliły, że pęd wegetatywny modrzewia reaguje w zasadzie jednakowo na skrócony dzień w granicach długości fotoperiodu od 9 do 15 godzin.

Temperatura powietrza w szklarni wynosiła przeciętnie 22°C, przy czym średnia dobowa temperatura maksymalna sięgała w okresie trwania badań 26°C, a minimalna 17°C. Na skraju stołu było zwykle o około 2°C mniej niż w bezpośrednim zasięgu działania żarówki. Pomiary były robione codziennie przy pomocy termometrów minimalnych i maksymalnych. W pewnych okresach używano termografu w celu zorientowania się w przebiegu dobowym temperatury w poszczególnych wariantach doświadczenia.

Wilgotność powietrza była stosunkowo wysoka — od 65 do 85% (przeciętnie od 70—80%). Mierzono ją przy pomocy hygrografu włosowego.

Siewki hodowano w glinianych, nie polewanych wazonach, o pojemności około 600 ml, wysokości 10 cm i górnej średnicy wewnętrznej 11 cm. Aby zapewnić roślinom obecność właściwych gatunków symbiotycznych, użyto do doświadczeń gleby leśnej, sprowadzonej z okolic Zalesia Górnego pod Warszawą, spod kilkudziesięcioletnich modrzewi. Wazony napełniono mieszanką ziemi próchnicznej (2/3) i gliniasto-piaszczystej (1/3), pobranej z głębszych warstw tego samego profilu glebowego. W ten sposób przygotowana gleba miała maksymalną pojemność wodną 28%. W każdym wazonie znajdowało się 700 g gleby (wazony nabijano przy wilgotności 3%).

Wilgotność gleby utrzymywano przeciętnie na poziomie 50% pojemności wodnej. Podlewano wazony do 60% i nie dopuszczano do obniżenia się wilgotności poniżej 40%. Ze względu na niebezpieczeństwo fuzariozy w połowie czasu trwania doświadczenia obniżono nieco poziom wilgotności gleby we wszystkich wazonach, podlewając je do stałej wagi, obliczonej dla 50% pojemności wodnej.

Nasiona, moczone przez 3½ godziny, przed wyłożeniem na kiełkownik traktowano przez 10 minut 0,5-procentowym roztworem formaliny. Wysiewano jedynie nasiona nadkiełkowane, po 10 sztuk na wazon. Gdy siewki zakorzeniły się i rozwinęły liścienie, przerzedzono je do 5 sztuk na wazon.

W przeciwieństwie do poprzednich doświadczeń tym razem szkody od fuzarium były nieznaczne.

Zasadnicze doświadczenie, które z jednej strony miało na celu sprawdzenie dawniejszych wyników naszych badań, a z drugiej — danie odpowiedzi na postawione we wstępie pytanie — „fotosynteza czy fotoriodyzm" — miało następujący przebieg: Wszystkie rośliny wysiane w ostatnich dniach listopada „podpędzono" pod nieprzerwanym światłem przez okres 30 dni. Od 30 grudnia 1955 zróżnicowano w poszczególnych kombinacjach warunki oświetlenia według następującego schematu:

I. Nieprzerwane oświetlenie przez cały czas trwania doświadczenia (n. o.)

II. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne + elektryczne), noc przez gaszenie światła (k. d.)

III. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne + elektryczne), noc przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru (kd-d)

IV. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne + elektryczne), w nocy słabe światło (10 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd-d + 10 l)

V. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne + elektryczne), w nocy słabe światło (70 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd-d + 70 l)

VI. Dwunastogodzinny dzień (wyłącznie światło elektryczne) noc w ciągu dnia przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru (kd-n)

VII. Dwunastogodzinny dzień (wyłącznie światło elektryczne), noc w ciągu dnia, oświetlona słabym światłem (70 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd-n + 10 1)

VIII. Dwunastogodzinny dzień (wyłącznie światło elektryczne), noc w ciągu dnia, oświetlona słabym światłem (70 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd-n+70 l).

Warianty, w których rośliny otrzymywały krótki dzień z samego światła elektrycznego (zasłanianie na dzień i odsłanianie w nocy), założono w celu zorientowania się, jak dalece niska intensywność światła (za-

stosowana w poprzednich naszych badaniach) mogła wpłynąć na wyniki doświadczeń.

W tych wariantach, w których przedłużano roślinom dzień do 24 godzin słabym światłem — 10 lub 70 luksów, używano takich samych skrzynek jak do skracania dnia, lecz obitych białym papierem i kalką rysunkową. Potrzebne natężenie światła osiągano, dobierając odpowiednią ilość warstw papieru.

Intensywność światła dodatkowego (10 i 70 luksów) dobrano w ten sposób, aby jak najbardziej ograniczyć fotosyntezę. Wyszliśmy przy tym z założenia, że jeżeli kształtowanie pączka szczytowego i wstąpienie w stan spoczynku zależy tylko od długości czasu roboczego liści i związanej z tym ilości asymilatów, to ograniczenie fotosyntezy przez 12 godzin na dobę znacznie poniżej punktu kompensacyjnego [3] powinno wywołać reakcję roślin, siewki powinny się tak zachować, jak przy krótkim dniu. O ile zaś jest to typowy przejaw fotoperiodyzmu, wówczas przeciwnie — nawet tak słabe światło powinno przeszkodzić reakcji, siewki powinny rosnąć bez przerwy i nie wstępować w stan spoczynku, tak jak pod nieprzerwanym światłem. Kryterium, które miało zadecydować o fotoperiodycznym charakterze badanych zjawisk, byłby zatem — podobnie jak u roślin zielnych krótkiego dnia — brak reakcji w warunkach dnia przedłużonego słabym światłem.

Dwa warianty intensywności światła nocnego (10 i 70 luksów) zastosowaliśmy dlatego, że nie wiadomo było dotąd, jak słabe światło dodatkowe może jeszcze wywołać tego rodzaju efekt u siewek modrzewia.

Doświadczenie to przeprowadzono na roślinach czterotygodniowych; charakterystykę wyjściowego materiału roślinnego podano w tabeli 4 i 5.

W każdej kombinacji było po 12 wazonów, z czego po 4 wazony sprzątnięto po 12 dniach oddziaływania fotoperiodycznego, po 7 wazonów pod koniec oddziaływania fotoperiodycznego, po 22 dniach, a po jednym pozostawiono do czasu rozwinięcia pączków pod nieprzerwanym oświetleniem i wzięto potem do badań anatomicznych.

Jeżeli chodzi o przebieg temperatury i wilgotności powietrza w poszczególnych kombinacjach, to różnice były nieznaczne. Zasłanianie roślin skrzynkami obitymi papierem podnosiło nieco wilgotność powietrza, tak że wynosiła ona przeciętnie 80—90% (w porównaniu ze średnią w szklarni 70—80%). Natomiast temperatura utrzymywała się na jednakowym poziomie we wszystkich kombinacjach z wyjątkiem kombinacji II (kd), gdzie w nocy było zwykle o około 2—3°C mniej niż pod skrzynką.

---

[3] Dokładnych danych odnośnie położenia punktu kompensacyjnego u modrzewia w literaturze nie znaleźliśmy. Szennikow (1950) podaje około 200 luksów, nie powołując się przy tym na źródła; poza tym nie wiadomo, do jakiej temperatury odnoszą się te dane.

Z tych względów przy analizie wyników trzeba wziąć pod uwagę, że dla doświadczeń kombinacji „dziennych" właściwą kontrolę stanowi wariant III (kd — d), a dla wariantów „nocnych" — kombinacja V (kd — n).

W drugiej połowie lutego 1956 powtórzono pierwsze doświadczenie na starszych wiekiem roślinach. Wprowadzono już tylko trzy kombinacje, a mianowicie nieprzerwane oświetlenie, krótki dzień (pod skrzynką czarną) i dzień przedłużony do 24 godzin światłem 10 luksów (pod skrzynką białą), tzn. odpowiedniki kombinacji I, III i IV z pierwszego doświadczenia. Oddziaływaniu fotoperiodycznemu poddano siewki starsze wiekiem, bardziej wyrośnięte, wyhodowane poprzednio pod nieprzerwanym oświetleniem przez okres 11 tygodni. Skracanie dnia rozpoczęto w dniu 11.2. Chodziło nam o stwierdzenie:

1. Czy zdolność do fotoperiodycznej reakcji utrzymuje się u siewek modrzewia, hodowanych pod nieprzerwanym oświetleniem również w późniejszym okresie ich wzrostu.

2. Czy okres oddziaływania fotoperiodycznego potrzebny do wywołania reakcji oraz przebieg zjawiska jest u starszych wiekiem siewek taki sam, jak u kilkutygodniowych.

3. Czy powtórzą się wyniki pierwszego doświadczenia, jeśli chodzi o przebieg przyrostu masy organicznej w trzech podstawowych wariantach (patrz rozdział następny).

Temperatura i wilgotność powietrza w tym drugim doświadczeniu utrzymywały się prawie na tym samym poziomie, co poprzednio. Oświetlenie wskutek zwiększenia się intensywności światła naturalnego oraz długości dnia było tym razem znacznie korzystniejsze. Aby zmniejszyć do minimum różnice oświetlenia w dni pochmurne i pogodne, zainstalowano w czasie trwania tego drugiego doświadczenia dodatkowe lampy, które zapalano w wypadku niskiej intensywności światła naturalnego.

W każdej kombinacji było tym razem po 6 powtórzeń i jak poprzednio po 5 roślin w wazonie. Charakterystykę roślin, z którymi przeprowadzono doświadczenie, podano w tabeli 6 i 7.

Po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego sprzątnięto wszystkie wazony, pozostawiając jedynie pod nieprzerwanym oświetleniem rośliny przeznaczone do badań anatomicznych.

Obok tego podstawowego doświadczenia założono jeszcze inne, które miało dostarczyć dodatkowych dowodów na potwierdzenie naszej hipotezy roboczej. Polegało ono na traktowaniu roślin krótkim fotoperiodem, przy czym w piątej godzinie nocy następowała krótka, pięciominutowa przerwa (polegająca na działaniu silnego światła, zwykle około 4—6 tysięcy luksów). Ze względów technicznych były to rośliny, które otrzymymały 12 godzin światła sztucznego w nocy, a zasłaniane były na dzień skrzynką obitą czarnym papierem. Moment krótkiego działania światła

dobrano tak, aby wypadał w 17 godzinie (licząc od 1 godziny dnia), bowiem poprzednie nasze badania wykazały, że już 17-godzinny dzień u siewek modrzewia działa jak nieprzerwane oświetlenie. Również i w tym wypadku zastosowano więc kryterium takie, jak dla reakcji fotoperiodycznej wielu roślin zielnych — krótkiego dnia. Brak reakcji byłby dowodem fotoperiodycznego charakteru zjawiska, chociaż założenie pączka w tych warunkach nie byłoby jeszcze zaprzeczeniem tej tezy, ponieważ 5 minut światła mogłoby się okazać dla modrzewia zbyt krótkotrwałym działaniem, aby przeszkodzić reakcjom dokonującym się w ciemności.

Poza omówionymi wyżej doświadczeniami badano jeszcze zachowanie się pod nieprzerwanym oświetleniem 25 siewek, którym starano się ograniczyć fotosyntezę przez 12 godzin w ciągu doby nie przez obniżenie intensywności światła w nocy, lecz przez zmniejszenie zawartości CO_2 w powietrzu. Rośliny umieszczano na ten czas pod kloszem szklanym, w którym znajdowały się naczynia ze stężonym ługiem. W tym wypadku założenie pączka szczytowego (mimo światła) byłoby bezspornym dowodem uzależnienia tego procesu od fotosyntezy, choć z drugiej strony brak reakcji nie dowodziłby jeszcze fotoperiodycznego charakteru zjawiska.

Badania anatomiczne drewna przeprowadzono na materiale roślinnym pochodzącym ze wszystkich kombinacji wykonanych doświadczeń (dodatkowe wazony). Aby uzyskać wyraźną granicę słoja przyrostowego, wszystkie rośliny po okresie oddziaływania fotoperiodycznego odstawiono na przeciąg kilku tygodni pod nieprzerwane oświetlenie. W tym czasie wykształciły się już pierwsze warstwy komórek drewna wczesnego następnego cyklu i można było dokładnie wyśledzić, czy pod wpływem zmiany długości dnia wystąpiło zróżnicowanie elementów drewna wczesnego i późnego.

WYNIKI BADAŃ I DYSKUSJA

Przeprowadzone doświadczenia potwierdziły wyniki naszych poprzednich badań. Rośliny potraktowane krótkim, dwunastogodzinnym dniem w niedługim czasie wykształciły pączek wierzchołkowy, przy czym zjawisko wystąpiło niemal u wszystkich roślin jednocześnie. W kombinacji II (k. d.) i III (k. d—d) pierwsze pączki zaobserwowano w 15 dniu oddziaływania fotoperiodycznego a w 19 dniu u wszystkich roślin wykształciły się one już zupełnie wyraźnie. Jedynie u roślin traktowanych krótkim dniem w nocy (k. d—n) reakcja przeciągnęła się o 3 dni (tabela 2).

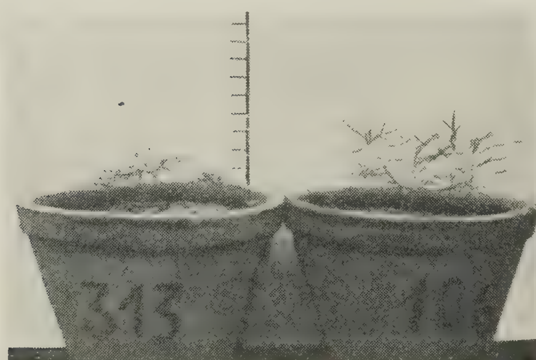
Pod nieprzerwanym światłem pączek szczytowy nie wykształcił się i rośliny rosły stale wytwarzając nowe liście.

Okres spoczynkowy siewek, które pod wpływem oddziaływania fotoperiodycznego wstąpiły w ten stan w siódmym tygodniu życia, trwał

Tabela 2

Ilość pączków szczytowych zaobserwowana w ostatnich dniach oddziaływania fotoperiodycznego w poszczególnych kombinacjach z krótkim dniem w I doświadczeniu

Dzień oddziaływania fotoperiodycznego	Dzień światło nat. + elektr. noc przez gaszenie światła (kd.)	Dzień światło nat. + elektr. noc przez zasłanianie czarną skrzynką (k. d-d)	Dzień w nocy (samo światło elektr. — noc przez zasłanianie czarn. skrz. (k. d-n)
15	6	1	4
16	12	1	4
17	19	8	5
18	31	29	7
19	35	35	12
20			16
21			29
22			35





Ryc. 1. I doświadczenie — siewki modrzewia po 12 dniach oddziaływania fotoperiodycznego (po lewej) w porównaniu z rosnącymi pod nieprzerwanym oświetleniem

w warunkach nieprzerwanego światła przez 2—4 tygodnie[1], po czym nastąpił drugi cykl wegetacyjny. Rośliny te poddane powtórnie oddziaływaniu fotoperiodycznemu w okresie od 12.3 do 3.4 po raz drugi wstąpiły w stan spoczynku. Potwierdza to również nasze wyniki wskazujące na możliwość sztucznego skrócenia cyklu życiowego modrzewia i wielokrotnego jego powtórzenia w ciągu roku.

[1] Na uwagę zasługują dość duże różnice w terminach rozwijania pączków przez poszczególne rośliny — zjawisko, którego przyczyn na razie nie zdołaliśmy ustalić.

Najbardziej interesujące wyniki osiągnięto w kombinacji IV (kd—d + 10 l), V (kd—d + 70 l), VII (kd—n + 10 l) i VIII (kd—n + 70 l), w których przedłużano roślinom dwunastogodzinny dzień słabym światłem. Okazało się, że takie przedłużenie dnia działa zupełnie podobnie jak nieprzerwane oświetlenie, tzn. uniemożliwia roślinie założenie pączka szczytowego. Zarówno światło nieco silniejsze — około 70 luksów, jak i bardzo słabe — 10 luksów, użyte jako przedłużenie dwunastogodzinnego dnia daje jakościowo ten sam efekt.

Wynik ten potwierdził się również w następnym doświadczeniu, przeprowadzonym na roślinach starszych wiekiem i w korzystniejszych warunkach oświetlenia (tabela 3).

Tabela 3

Ilość pączków szczytowych zaobserwowana w ostatnich dniach oddziaływania fotoperiodycznego w kombinacji z krótkim dniem w II doświadczeniu

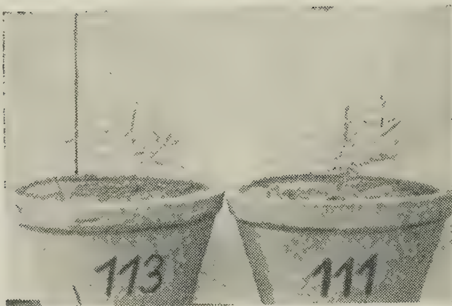
Dzień oddziaływania fotoperiodycznego	Dzień światło nat. + elektr. noc przez zasłanianie czarn. skrz. (kd-d)
16	3
17	8
18	27
19	30

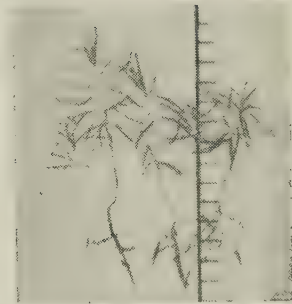
Po okresie oddziaływania fotoperiodycznego siewki rosnące w wazonach dodatkowych umieszczono na powrót pod nieprzerwanym oświetleniem. Zachowały się one następująco:

I dośw. komb. II (kd), III (kd—d), VI (kd—n) — rozwinęły pączek po upływie 2—3 tygodni,
komb. IV (kd d + 10 l), V (kd—d + 70 l), VII (kd—n + 10 l) i VIII (kd—n + 70 l) — kontynuowały wzrost bez przerwy.

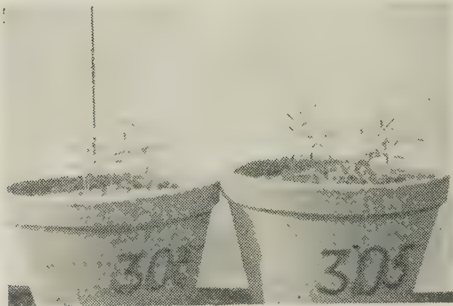
II dośw. komb. II (kd—d) — rozwinięły pączek po upływie 2 tygodni,
komb. III (kd—d + 10 l) — kontynuowały wzrost bez przerwy.

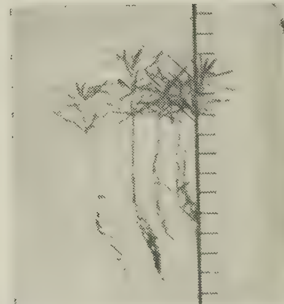
W doświadczeniu, w którym rośliny otrzymywały pięć minut światła w piątej godzinie nocy, prawie wszystkie siewki zachowały się tak, jak gdyby znajdowały się przez cały czas pod nieprzerwanym oświetleniem. Tylko dwie siewki w jednym wazonie (na ogólną ilość 35 sztuk) wykształciły po trzech tygodniach pączek szczytowy, który zresztą rozwinął się stosunkowo szybko już po 10 dniach. Pozostałe, mimo iż takie oddziaływa-



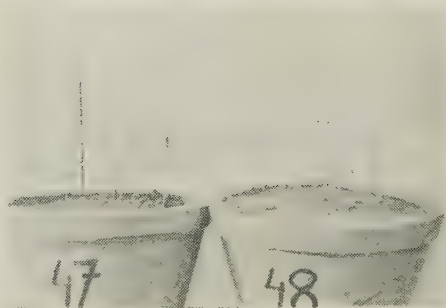


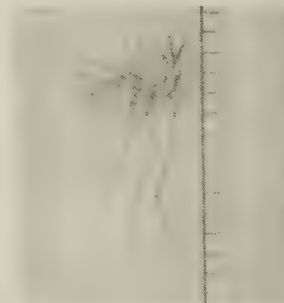
n.o.



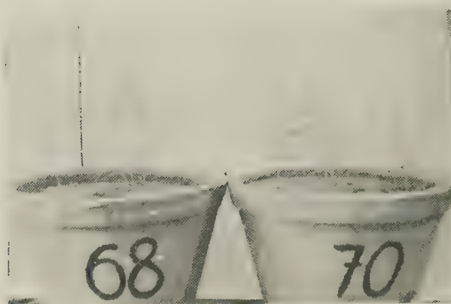


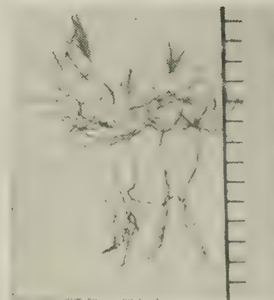
k.d.





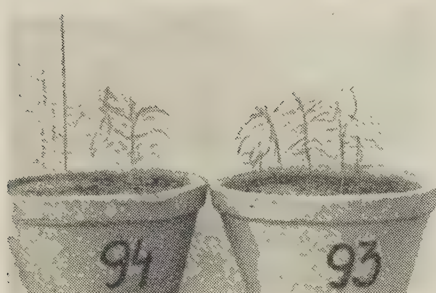
kd -d





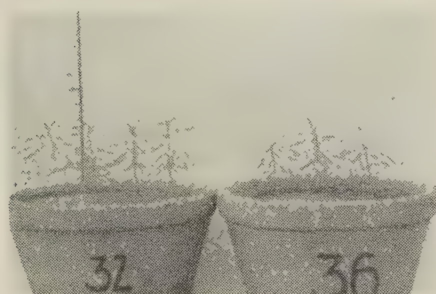
kd-d 10l

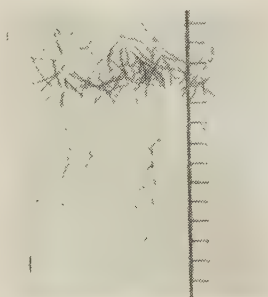
Ryc. 2. I doświadczenie — siewki modrzewia pod koniec okresu oddziaływania fotoperiodycznego (po 22 dniach);



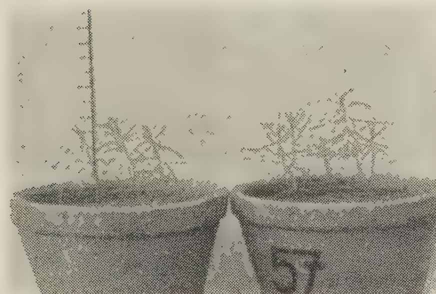


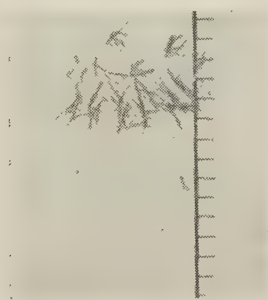
kd – d + 70 l



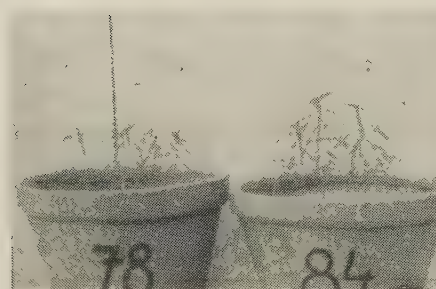


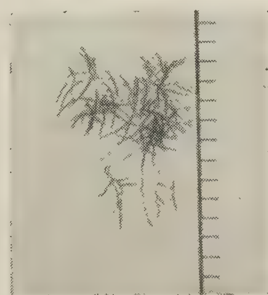
kd – n





kd – n + 10 l





kd – n + 70 l

poszczególne kombinacje w kolejności takiej jak podano ich opis w tekście i w tabelach

nie fotoperiodyczne przedłużono o dalszych 6 tygodni (razem 9 tygodni), nie wykazały reakcji. Bardzo szybkie rozwinięcie się dwóch wykształconych pączków (nie pod nieprzerwanym światłem, lecz dalej w tych samych warunkach) wskazuje, że mamy tu do czynienia z faktem nietypowej reakcji — podobnie jak w doświadczeniach z poprzedniej pracy, w których traktowano rośliny niedostateczną ilością krótkich fotoperiodów. Można zatem uznać zachowanie się tych dwóch roślin za przypadek, który może mieć swe źródło w przyczynach ubocznych; np. nie jest wykluczone, że pięciominutowa przerwa w nocy stanowi dolną granicę, poniżej której modrzew już nie reaguje na takie „zdłużenie dnia" *.

Rośliny, które znajdowały się przez cały czas pod nieprzerwanym światłem i na 12 godzin w ciągu doby umieszczane były pod szklanym kloszem, gdzie przy pomocy stężonego ługu starano się ograniczyć ilość CO_2 w powietrzu, również nie wykształciły pączka szczytowego.

Nie można zaprzeczyć, że zarówno w doświadczeniach z przedłużaniem dnia słabym światłem (zwłaszcza przy 10 luksach), jak i w kombinacji, w której noc przerywano na 5 minut silnym światłem, fotosynteza w ciągu 12 godzin na dobę praktycznie równała się zeru. Dlatego też reakcji pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej na zmianę długości dnia *nie można uznać za rezultat ograniczenia fotosyntezy* w miarę skracania dnia. Przeciwnie, porównanie przebiegu zjawiska zakładania się pączka szczytowego przy dwóch różnych intensywnościach oświetlenia podczas fotoperiodu (kombinacja kd—d i kd—n) wskazuje, iż *w lepszych warunkach oświetlenia* (a więc niewątpliwie przy intensywniejszej fotosyntezie w ciągu dnia) *reakcja jest nawet nieco wcześniejsza i bardziej równomierna* (tabela 2).

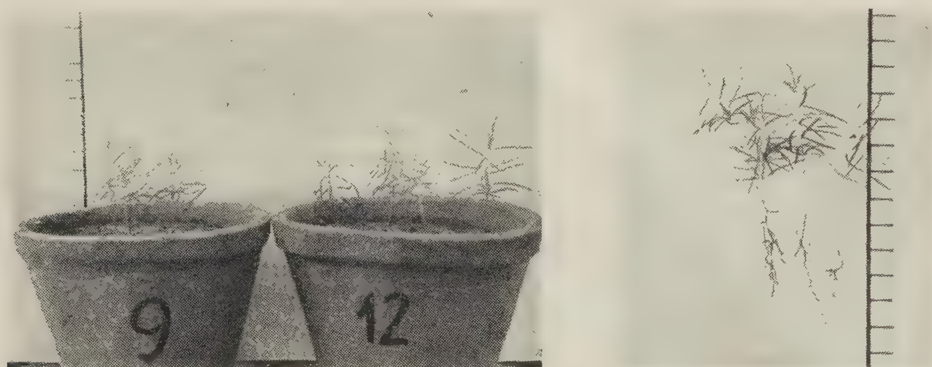
Biorąc pod uwagę całokształt przeprowadzonych doświadczeń i ich zbieżne wyniki sądzimy, że można uznać za udowodniony typowo fotoperiodyczny charakter tych zjawisk, które obserwujemy na pędzie wegetatywnym rośliny drzewiastej pod działaniem krótkich dni.

O ile reakcję fotoperiodyczną rośliny ujmować zgodnie z tym, co powiedzieliśmy we wstępie, to wówczas uzyskane wyniki pozwolą doszukiwać się daleko idącej analogii pomiędzy reakcją fotoperiodyczną pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej a fotoperiodyzmem roślin zielnych, u których — jak wykazały liczne badania — słabe światło w nocy lub krótka przerwa w okresie ciemności uniemożliwia niekiedy lub opóźnia

* Jest to jednak zagadnienie wymagające specjalnych badań. Jego rozwiązanie wykraczałoby poza cel, jaki sobie postawiliśmy. Naszym zadaniem było jedynie wykazać, czy w ogóle przerwanie nocy przeszkodzi reakcji fotoperiodycznej pędu; takie krótkotrwałe przerwanie nocy nie może przecież wpłynąć istotnie na ogólną wielkość asymilacji w ciągu doby.

kwitnienie roślin krótkiego dnia, a sprzyja wstąpieniu w fazę generatywną — roślin długiego dnia.

Porównanie wyników I i II doświadczenia pozwala stwierdzić, że reakcja fotoperiodyczna siewek modrzewia, wyrażająca się założeniem pączka szczytowego, przebiega zupełnie podobnie przy oświetleniu (w czasie foto-

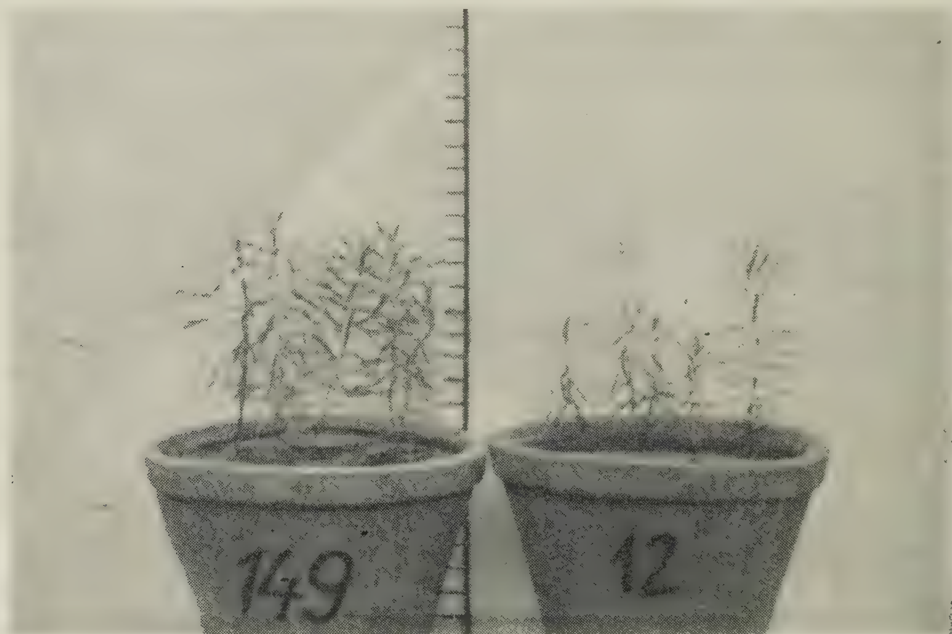


Ryc. 3. Siewki rosnące przy krótkim dniu, którym noc przerywano 5 min. światła (zdjęcie po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego)

periodu) wyłącznie sztucznym, jak również przy świetle naturalnym o mniejszej lub większej intensywności, uzupełnionym (w zimie) światłem żarowym. Podobnie nie obserwuje się żadnych różnic w przebiegu zjawiska u siewek w wieku 4 lub 11 tygodni, które różniły się znacznie pod względem masy i wielkości aparatu asymilacyjnego przed rozpoczęciem oddziaływania fotoperiodycznego. Fakty powyższe potwierdzają wynik poprzedniej pracy i bynajmniej nie przeczą rezultatom doświadczeń, w których badano wpływ bardzo niskiej intensywności światła w czasie krótkiego fotoperiodu. Takie głodujące rośliny nie założyły pączka, co świadczy, iż poniżej pewnego poziomu działalności fotosyntetycznej krótki dzień nie wywołuje efektu fotoperiodycznego. Jednakże przy dostatecznym oświetleniu (już powyżej 700 luksów, jak wykazały poprzednie nasze badania) niezależnie od stopnia wypłonienia siewek reakcja przebiega normalnie.

Po stwierdzeniu omówionych wyżej faktów dotyczących charakteru reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia przystąpiliśmy do bliższego zbadania zależności pomiędzy procesami wzrostu i różnicowania się pączka szczytowego. Już pobieżne obserwacje przebiegu wzrostu na wysokość wskazywały na wyraźne zahamowanie tego procesu u roślin traktowanych krótkim dniem. Jednakże z dotychczasowych obserwacji nie można było ustalić, czy zahamowanie wzrostu spowodowane jest tylko ograniczeniem fotosyntezy w warunkach krótkiego dnia, czy też istnieje jakaś określona

współzależność pomiędzy tym procesem a procesami różnicowania się komórek stożka wzrostu. W tym celu po zakończeniu doświadczeń materiał roślinny ze wszystkich kombinacji doprowadzono do stanu powietrznie suchego i poważono. Wyniki — po opracowaniu statystycznym — zestawiono w tabelach 4 i 6.



Ryc. 4. Po prawej — te same siewki co na ryc. 3, po 9 tygodniach oddziaływania fotoperiodycznego (z 5 min. przerwą w nocy), po lewej — odpowiadające im wiekiem siewki z nieprzerwanego oświetlenia (u jednych i drugich pączki się nie wykształciły)

Doświadczenie I dało następujący wynik: obok nieistotnych różnic pomiędzy kombinacjami II (k. d), III (kd—d), VI (kd. n), VII (kd—n + 10 1) i VIII (kd—n + 70 1) wystąpiła zrozumiała różnica pomiędzy roślinami rosnącymi pod nieprzerwanym światłem (n. o.) i przy krótkim dniu (kd) (znacznie przekraczająca przedział ufności) oraz dość istotna różnica kombinacji IV (kd. d + 10 1) i V (kd-d + 70 1) w porównaniu z II (kd) i III (kdd). Świadczy to o wyraźnym zahamowaniu wzrostu siewek znajdujących się na krótkim dniu i o stosunkowo intensywnym przyroście masy tych roślin, które otrzymywały w nocy tylko 10 lub 70 luksów światła. Nie osiągnęły one co prawda w tym doświadczeniu takiej masy, jak siewki kontrolne rosnące cały czas przy nieprzerwanym świetle, lecz wykazały przyrost znacznie większy niż rośliny przy krótkim dniu. W analogicznych wariantach „nocnych" (które otrzymywały samo światło elektryczne) podobne różnice nie wystąpiły.

Tabela 4

Świeża masa części nadziemnej oraz powietrznie sucha masa części nadziemnej i korzeni roślin z I doświadczenia (średnio w jednym wazonie w mg)

Numer kombinacji		Charakterystyka kombinacji	Świeża masa części nadziemnej	Sucha masa: części nadziem.	Sucha masa: korzenie	Sucha masa: Razem	Świeża masa części nadziemnej	Sucha masa: części nadziem.	Sucha masa: korzenie	Sucha masa: Razem	Reakcja fotoperiodyczna
0		Materiał wyjśc. (przed rozpoczęciem oddziaływania fotoperiod.)	160	35	11	46					
			Po 12 dniach oddziaływania fotoperiodycznego (średn. z 4 powtórzeń)				Po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego (średnia z 7 powtórzeń)				
I		Nieprzerwane oświetlenie	390	88	18	106	700	157	41	198	—
II		Krótki (12 godz.) dzień światło nat. + elektr. noc przez gaszenie światła	330	65	18	83	410	92	29	121	+
III	Kombinacje „dzienne" (światło naturalne + elektr.)	Krótki dzień — noc przez zasłanianie skrzynką z czarn. pap.	310	55	14	69	390	82	21	103	+
IV	Kombinacje „dzienne" (światło naturalne + elektr.)	Krótki dzień — noc słabe świat. (10 lx) pod skrz. z biał. pap.	380	76	15	91	600	118	27	145	—
V	Kombinacje „dzienne" (światło naturalne + elektr.)	Krótki dzień — noc słabe świat. (70 lx) pod skrz. z biał. pap.	330	62	13	75	610	116	25	141	—
VI	Kombinacje „nocne" (wyłącznie światło elektryczne)	Krótki dzień — noc przez zasłan. skrz. z czarnego papieru	310	58	11	69	420	81	17	98	+
VII	Kombinacje „nocne" (wyłącznie światło elektryczne)	Krótki dzień — noc słabe świat. (10 lx) skrz. z biał. papieru	330	62	14	76	440	80	15	95	—
VIII	Kombinacje „nocne" (wyłącznie światło elektryczne)	Krótki dzień — noc słabe św. (70 lx) skrz. z biał. papieru	320	62	13	75	420	78	19	97	—
Przedział ufności (p 5%)			80	12	6	15	80	18	8	23	

Tabela 5
Ilość szpilek i wysokość części nadziemnej u roślin z I doświadczenia

Nr komb.	Charakterystyka kombinacji	Ilość szpilek (wraz z liścieniami)		Wysokość części nadziemnej w mm	Reakcja fotoperiodyczna
0	Materiał wyjściowy (przed rozpoczęciem oddziaływania fotoperiodycznego)	15		30	
		Po 12 dniach oddziaływania fotoper.	Po 22 dniach oddziaływania fotoper.	Po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego	
I	Nieprzerwane oświetlenie	28	34	41	
II	Krótki dzień (światło natur. + elektr.) noc przez gaszenie światła	24	23	32	+
III	Kombinacje dzienne (światło nat. + elektr.): Krótki dzień czarna skrzynka	22	24	34	+
IV	Kombinacje dzienne (światło nat. + elektr.): Krótki dzień biała skrzynka — 10 lx	30	36	52	—
V	Kombinacje dzienne (światło nat. + elektr.): Krótki dzień biała skrzynka — 70 lx	29	35	46	
VI	Kombinacje nocne (światło elektr.): Krótki dzień czarna skrzynka	24	26	39	+
VII	Kombinacje nocne (światło elektr.): Krótki dzień biała skrzynka 10 lx	25	29	44	
VIII	Kombinacje nocne (światło elektr.): Krótki dzień biała skrzynka 70 lx	24	27	38	
	Przedział ufności (p = 5%)	2	2	5	

Z danych tabeli 6 widać, iż w II doświadczeniu dynamika wzrostu siewek była podobna jak w kombinacjach „dziennych" I doświadczenia. Powtórzyło się znowu to samo zjawisko: siewki, które znajdowały się na dwunastogodzinnym dniu przedłużonym do 24 godzin słabym światłem (10 luksów), osiągnęły większą masę niż na krótkim dniu. Zgodne wyniki obu doświadczeń pozwalają przypuszczać, że zjawisko to nie jest przypadkowe.

Analiza danych tabeli 5 i 7, dotyczących dynamiki tworzenia się nowych szpilek w poszczególnych wariantach I i II doświadczenia również wykazuje duże i bardzo istotne różnice pod tym względem u siewek rosnących przy krótkim dniu i przy przedłużonym dniu.



Ryc. 5. II doświadczenie — siewki modrzewia po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego

Widać więc, że proces powstawania nowych liści oraz ich wzrostu w tych warunkach (noc oświetlona słabym światłem) nie ulega zahamowaniu (inaczej niż przy krótkim dniu) i dlatego w tym samym czasie tworzy się większy aparat asymilacyjny. Z tych względów rośliny obu wariantów różnią się między sobą jakościowo i są zupełnie nieporównywalne pod względem produkcji masy organicznej.

Równocześnie wyjaśnia się kwestia, iż zahamowanie wzrostu w warunkach krótkiego dnia nie jest wynikiem ograniczenia fotosyntezy, gdyż w takim wypadku obserwowałoby się to samo zjawisko również przy krótkim fotoperiodzie przedłużonym słabym światłem w nocy. Stwierdzić natomiast trzeba istnienie wyraźnej zależności pomiędzy procesami wzrostu i różnicowania się pączka szczytowego: gdy stożek wzrostu nie

Tabela 6

Świeża masa części nadziemnej oraz powietrznie sucha masa części nadziemnej i korzeni roślin z II doświadczenia (średnio w jednym wazonie w mg)

Nr komb.	Charakterystyka kombinacji	Świeża masa części nadziemnej	Sucha masa		Reakcja fotoperiodyczna
			części nadziemnej	korzenie	
0	Materiał wyjściowy (przed rozpoczęciem oddziaływania fotoperiodycznego)	1260	386	152	+
		Po 22 dniach oddziaływania fotoperiod.			
I	Nieprzerwane oświetlenie	2530	652	266	—
II	Krótki dzień, noc pod skrzynką z czarnego papieru	2040	576	287	+
III	Krótki dzień noc światło 10 lx pod skrzynką z białego papieru	2760	666	267	—
	Przedział ufności (p=5%)	320	55	40	

różnicuje się na pączek, wówczas pęd rośnie dalej i tworzą się nowe szpilki (o ile oświetlenie w ciągu fotoperiodu jest dostateczne); zapoczątkowanie procesu kształtowania pączka wiąże się natomiast z zahamowaniem wzrostu. Mechanizm działania fotoperiodycznego, które powoduje zmianę typu różnicowania się komórek merystemu wierzchołkowego (zahamowanie wzrostu i przyspieszenie rozwoju), pozostaje nadal kwestią otwartą.

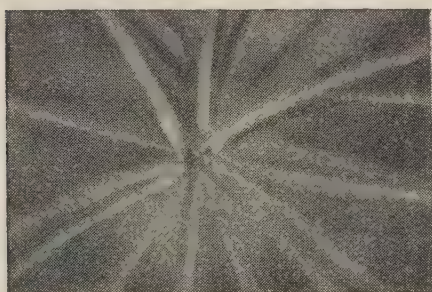
Brak istotnych różnic suchej masy i ilości szpilek u siewek z poszczególnych kombinacji „nocnych" (które w okresie oddziaływania fotoperiodycznego otrzymywały samo światło żarowe) daje się wytłumaczyć niską intensywnością światła w czasie krótkiego fotoperiodu. Najprawdopodobniej ta niska intensywność oświetlenia była czynnikiem ograniczającym wzrost roślin znajdujących się na przedłużonym dniu.

Zwrócić należy jeszcze uwagę na różnice w suchej masie i ilości szpilek u roślin pod nieprzerwanym oświetleniem i przy dniu przedłużonym słabym światłem. O ile w pierwszym doświadczeniu, przeprowadzonym w okresie 30.12—21.1, różnice te były istotne, o tyle w drugim doświadczeniu, w którym oddziaływanie fotoperiodyczne wypadło na okres 11.2—4.3, przyrost masy organicznej i dynamika tworzenia nowych liści były

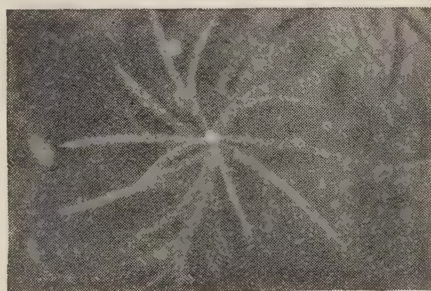
Tabela 7
Ilość szpilek i wysokość części nadziemnej u roślin z II doświadczenia

Nr komb.	Charakterystyka kombinacji	Ilość szpilek wraz z liścieniami	Wysokość części nadziemnej w mm	Reakcja fotoperiodyczna
0	Materiał wyjściowy przed rozpoczęciem oddziaływania fotoperiodycznego	56	64	
		Po 22 dniach oddziaływania fotoperiodycznego		
I	Nieprzerwane oświetlenie	97	95	—
II	Krótki dzień (noc pod skrz. z czarnego papieru)	74	83	+
III	Krótki dzień (noc światło 10 lx pod skrz. z białego papieru)	101	103	
	Przedział ufności (p = 5%)	7	9	

w obu kombinacjach takie same. Ponieważ to drugie doświadczenie wykonano w znacznie korzystniejszych warunkach naturalnego oświetlenia dziennego, narzuca się wniosek, iż nieprzerwane oświetlenie stosowane w szklarni odbija się efektywnie na przyroście suchej masy jedynie



Ryc. 6. Wierzchołek rosnącej siewki widzimy z góry; pączka szczytowego nie ma, widoczne nowe powstające igły



Ryc. 7. Wierzchołek siewki po 22 dniach traktowania krótkim dniem; wyraźnie wykształcony pączek szczytowy

w skromniejszych warunkach świetlnych. Powyżej pewnej granicy intensywności światła dziennego przedłużenie dnia do 24 godzin światłem około 1200 luksów nie wpływa już efektywnie na przyrost masy, ale podobnie jak słabe światło uniemożliwia reakcję fotoperiodyczną rośliny.

Warto jeszcze zaznaczyć, iż różnice w ilości suchej masy u roślin traktowanych krótkim fotoperiodem i nieprzerwanym światłem zaznaczają się już stosunkowo wcześnie. W naszym doświadczeniu, u roślin ściętych w dwunastym dniu oddziaływania fotoperiodycznego, różnica była już istotna. Świadczy to o bardzo raptownym reagowaniu rośliny na zmianę długości dnia. Tworzenie się i wzrost nowych liści ulega zahamowaniu przed upływem pierwszych 12 dni oddziaływania fotoperiodycznego. Różnice wzrostu siewek na wysokość w poszczególnych wariantach doświadczenia podano w tabeli 5 i 7.

Badania anatomiczne przekrojów poprzecznych strzałki również potwierdziły nasze dawniejsze wyniki. Pod działaniem krótkiego dnia występuje zróżnicowanie słoja na drewno wczesne i późne, podczas gdy w warunkach nieprzerwanego oświetlenia obserwuje się obraz mniej lub bardziej jednolitych komórek „wiosennych". Po zmianie fotoperiodu następuje dość nagła zmiana wielkości komórek i grubości ich ścian, dzięki czemu tworzy się niemal ostra granica pomiędzy drewnem wczesnym i późnym.

Badania przekrojów drewna siewek hodowanych w warunkach dwunastogodzinnego dnia, przedłużonego do 24 godzin słabym światłem, nie dały jednak jednolitego obrazu. Materiał zebrany z tych doświadczeń wymaga jeszcze bardziej szczegółowych badań anatomicznych i wyniki ich zostaną podane w oddzielnej publikacji. Niemniej już obecnie wydaje się bardzo prawdopodobne, że różnicowanie się słoja przyrostowego nie jest bezpośrednio związane z reakcją fotoperiodyczną rośliny, jakkolwiek w silnym stopniu zależy od długości dnia. W tych wariantach doświadczenia, jak również w kombinacji, w której krótki dzień „przedłużano" 5 min. światła w piątej godzinie nocy — wykształciły się komórki drewna „letniego", chociaż obraz nie był tak typowy, jak przy krótkim dniu.

Wydaje się więc, że przyrost na grubość i kształtowanie słoja drewna przebiega w znacznym stopniu niezależnie od przyrostu na wysokość, który, jak wykazaliśmy poprzednio, reaguje w sposób typowy dla zjawisk fotoperiodycznych. O kierunku działalności komórek merystemu wtórnego, która zmienia się raczej pod względem ilościowym niż jakościowym, decyduje prawdopodobnie ilość substancji odżywczych, nagromadzonych w procesie fotosyntezy.

Za słusznością powyższej tezy przemawia fakt tworzenia się u drzew „pozornego" słoja w tym samym okresie wegetacyjnym, gdy roślina wskutek żeru owadów pozbawiona zostaje liści i następnie regeneruje je. Ponadto obserwowana w naszych doświadczeniach nagła zmiana wielkości i światła komórek, następująca po nagłej zmianie fotoperiodu, w porównaniu ze stopniowym przechodzeniem komórek drewna wczesnego w póź-

ne, co obserwuje się w naturze, gdzie długość dnia zmienia się stopniowo — przemawia również za uzależnieniem tego procesu od zaopatrzenia miazgi w produkty asymilacji.

Przyjęcie takiego założenia, o ile znajdzie ono potwierdzenie w dalszych badaniach, pozwoliłoby zrozumieć fakt większej podatności działalności merystemu wtórnego w porównaniu z merystemem pierwotnym na zmianę warunków zewnętrznych, o którym była już mowa poprzednio.

WNIOSKI

1. Wykazano powtórnie, że modrzew reaguje na skrócenie fotoperiodu już jako czterotygodniowa siewka, dzięki czemu można skrócić jego cykl życiowy (odpowiadający 12 mies. cyklowi w naturze) prawie do dwóch miesięcy. Reakcja starszych wiekiem siewek jest taka sama.

2. Uzyskano wyniki, które pozwalają przyjąć, iż reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego rośliny wyhodowanej przy sztucznym oświetleniu o stosunkowo niskiej intensywności (około 1000 luksów) nie różni się jakościowo od tejże reakcji u siewek rosnących w warunkach oświetlenia bardziej zbliżonych do naturalnych.

3. Na przebieg reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia, poczynając od wieku 3 do 4 tygodni, nie mają wpływu różnice wielkości aparatu asymilacyjnego i masy organicznej roślin, które poddaje się oddziaływaniu fotoperiodycznemu.

4. Udowodniono, że reakcja pędu wegetatywnego siewek modrzewia na krótki dzień jest typowym zjawiskiem fotoperiodycznym.

5. W warunkach dnia krótkiego przedłużonego słabym światłem (lub krótkim okresem silnego światła w nocy) nie ulega zahamowaniu proces powstawania i wzrostu nowych liści; rośliny zachowują się podobnie, jak przy nieprzerwanym oświetleniu. Natomiast w tych warunkach — przy braku pełnej ciemności w ciągu nocy — jest wyraźnie uniemożliwione normalne różnicowanie się stożka wzrostu w kierunku wykształcenia pączka szczytowego. Zbadanie przyczyn współzależności tych dwóch wzajemnie wykluczających się procesów pozostaje nadal kwestią otwartą.

6. O ile przyjąć, że podstawowym kryterium rozwoju jest zmiana typu różnicowania się komórek merystemów, to w naszych warunkach doświadczeń pod wpływem oddziaływania krótkim dniem następowało przyspieszenie rozwoju i zahamowanie wzrostu, podczas gdy pod nieprzerwanym oświetleniem (zarówno 1000, jak i 10 luksów w nocy) obserwowało się stosunki odwrotne. W tych kombinacjach, w których w okresie oddziaływania fotoperiodycznego rośliny otrzymywały w „dzień" samo światło sztuczne, a fotoperiod przedłużano słabym światłem, zostały zahamowane nie tylko procesy rozwojowe (różnicowanie się pączka szczy-

towego), ale także uległy wydatnemu zwolnieniu procesy wzrostowe (różnicowanie się i wzrost nowych liści).

7. Potwierdza się bardzo silna zależność procesu różnicowania się słoja drewna od długości dnia. W warunkach skróconego fotoperiodu tworzą się wyraźne elementy drewna późnego, podczas gdy pod nieprzerwanym oświetleniem wielkość i kształt komórek są mniej więcej wyrównane. Jednakże na podstawie dotychczasowych badań nie można zdecydowanie odpowiedzieć na pytanie, o ile proces różnicowania się komórek na drewno wczesne i późne związany jest z reakcją fotoperiodyczną pędu wierzchołkowego rośliny. Wydaje się jednak bardzo prawdopodobne, że istotne znaczenie ma tutaj zaopatrzenie kambium w asymilaty i — choć stwierdzono zależność tego procesu od długości dnia — nie jest on typowym zjawiskiem fotoperiodycznym.

Składam serdeczne podziękowania prof. drowi K. Bassalikowi za cenne wskazówki w pracy oraz prof. dr H. Bireckiej za bezpośrednią pomoc w zorganizowaniu i przeprowadzeniu badań jak również przy opracowywaniu materiału. Dziękuję także mgr inż. T. Wodzickiemu za udział w pracach technicznych związanych z zakładaniem i prowadzeniem doświadczeń.

Zakład Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie

(Wpłynęło dn. 17.IV.1956 r.)

SUMMARY

The results obtained in the course of the present stage of investigations can be summarized as follows:

1. The response of larch seedlings to a shortday photoperiod already 4 weeks after germination has been confirmed once again. Owing to this circumstance the life cycle, lasting 12 months in nature, can be reduced almost to 2 months. The response of older seedlings is the same.

2. From the evidence obtained it is possible to assume that the photoperiodic response of vegetative shoots of plants grown in artificial light of relatively low intensity (about 1000 lux) does not differ in respect to quality from the response of seedlings grown under light conditions more approaching natural ones.

3. Beginning from the 3-rd or the 4-th week after germination the photoperiodic reaction in larch seedlings remains unaffected by the differences in the size of the assimilation apparatus and the organic mass of the plants submitted to photoperiodic treatment.

4. It has been shown that the response of the vegetative shoots of larch seedlings to shortday treatment is typically photoperiodic in character.

5. Under shortday conditions when the day is supplemented by a low intensity light (or a short interval of strong light during the night) the process of the formation and development of new leaves is not inhibited. The plants behave similarly as under conditions of continuous light. However, when the conditions are such that there is no complete darkness during the night the normal differentiation of apical meristems

aiming at the development of an apical bud is made impossible. The principle underlying the relationship between these two processes, which mutually exclude each other, remains as yet unexplained.

6. If the change of the differentiation type of meristematic cells is accepted as the main criterion of development, then under the experimental conditions here described exposure to shortday periods accelerates development and inhibits growth, whereas, under conditions of continuous light (both in light intensity of 1 000 lux and 10 lux throughout the night) the opposite is true. When experimental conditions are arranged so that during the period of photoperiodic treatment the plants are given in „day time" artificial light only and the photoperiod is supplemented with light of low intensity the developmental processes (the differentiation of the apical bud) are stopped and the growth processes (the differentiation and growth of new leaves) are greatly reduced.

7. The strong dependence of the differentiation of wood ring on the daylength has been confirmed once more. Under shortday conditions distinct elements of late wood are formed, whereas, in continuous light the size and the shape of cells are approximately uniform. However, on the basis of the present results it is impossible to answer definitely the question of whether the process of cell differentiation into early and late xylem is related with the photoperiodic response of apical shoots of plants. It seems very probable that, although the dependence of this process on daylength has been demonstrated, the supply of assimilates to the cambium is here really significant and consequently the character of the process would not be typically photoperiodic.

LITERATURA

Gonczarow B. P., 1955, Primienienije elektriczeskogo oswieszczenia dla wyraszcziwanija rannich owoszczej, Gos. Izd. Siel-Choz. Lit., Moskwa-Leningrad.

Kleszniin A. F., 1954, Rastienije i swiet, tieoria i praktika swietokultury rastienij, Izd. A. N. SSSR, Moskwa.

Kramer P. J., 1936, Effect of variation in length of day on growth and dormancy of trees, Plant Physiology 11.

Kramer P. J., 1937, Photoperiodic stimulation of growth by artificial light as a cause of winter killing, Plant Physiology 12.

Leman W., 1955, Wyraszcziwanije siejancew drewiesnych porod pri elektriczeskom oswieszczenii, Trudy Inst. Fizj. Rast. im. Timiriazewa 10.

Matzke E. B., 1936, The effect of street lights in delaying leaffall in certain trees, Amer. Journ. Bot. 23.

Moszkow B. S., 1932, Fotopieriodizm drewiesnych porod i jego prakticzeskoje znaczenije, Trudy po prakt. bot. gen. i siel., Soc. rast. 2.

Moszkow B. S., 1953, Wyraszcziwanije rastienij na iskusstwiennom oswieszczenii, Sielchozgiz.

Szennikow A. P., 1952, Ekologia roślin, PWRiL, Warszawa.

Żelawski W., 1956, Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.), Acta Soc. Bot. Pol. 25 (2): 245—284.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Subfosylny biotop chomika w Mielniku nad Bugiem

Subfossil storechamber of the hamster in Mielnik on the river Bug in Poland

WŁ. SZAFER

OPIS STANOWISKA

W r. 1953 otrzymałem od inż. mgra Floriana Celińskiego fotografie kamieniołomu wapienia górno-kredowego z Mielnika nad Bugiem, na których widoczne były w różnych przekrojach chodniki gryzoni. Chodniki te znajdują się w górnej zwietrzałej warstwie kredy, na głębokości od 1—3 m i nie sięgają do twardej kredy skalistej. Zwietrzałą powierzchnię kredową pokrywają w tym miejscu warstwowane osady wodne o miąższości około 60 cm, złożone z otoczonych żwirów i z piasku. Kamieniołom położony jest w pobliżu tzw. Zamkowej Góry, a jego górna krawędź wzniesiona jest 10—12 m ponad poziom powierzchni doliny Bugu.

Fotografia na tablicy I przedstawia cztery fragmenty chodników. Dwa z nich (*a* i *b*) pionowe, rozszerzone są lejkowato ku górze i zatkane z wierzchu materiałem kredowym, w spodzie zaś posiadają ciemną glebę próchniczną. Trzeci (*c*) jest częścią ukośnie biegnącego chodnika, wypełnionego również substancją próchniczną. W najgłębszym punkcie zaznaczonym literą *d*, na granicy kredy zwietrzałej i skalistej znajduje się poziomo położona komora wypełniona korą brzozową oraz materiałem roślinnym złożonym z wielkiej ilości zlepionych ze sobą nasion i innych brunatnych, jak gdyby w torf zamienionych szczątków roślin. Komorę tę przedstawia ryc. 2 na tablicy I.

Powyższe cechy chodników i komory wskazują na to, że mamy tutaj do czynienia z chodnikami oraz komorą spichrzową chomika. Na ich stosunkowo dawny wiek wskazują: z jednej strony ciemnobrunatna barwa na pół zwęglonych (storfiałych) szczątków roślinnych, z drugiej zaś strony brak jakichkolwiek świeżych części roślinnych. Wszystkie nasiona wydobyte z komory spichrzowej były wyschnięte, często pomarszczone i bez bielma.

Zainteresowany tym wykopaliskiem starałem się w latach 1954 i 1955 zdobyć dalsze o nim wiadomości, a zarazem zebrać więcej materiału do analizy botanicznej zawartości komory spichrzowej. Niestety usiłowania te spełzły na niczym. Wysłany na miejsce na moją prośbę pracownik naukowy Muzeum Ziemi nie zastał już w kamieniołomie pod Zamkiem w Mielniku żadnego śladu subfosylnych chodników, gdyż intensywna eksploatacja wzgórza kredowego zniszczyła w zupełności wszelkie ślady, sfotografowane tam przez inż. Celińskiego w r. 1953, nowych zaś nie odkryła. Również i w r. 1955 podjęte próby zdobycia nowych danych z Mielnika nie dały pozytywnych wyników. Według ustnych wiadomości przekazanych mi przez M. Prószyńskiego, który badał okolice Mielnika pod względem geologicznym (1952), podobne do naszych ślady można było obserwować również i w innych odkrywkach kredy w okolicy Mielnika w jej górnych zwietrzałych partiach.

W takim stanie rzeczy postanowiłem nie czekać na dalsze przypadkowe odkrycia, lecz opisać wykopalisko z Mielnika, opierając się na fragmentarycznym materiale z roku 1953. Skłoniła mnie do tego przede wszystkim ta okoliczność, że w przejrzanej przeze mnie obfitej literaturze odnoszącej się do biologii europejskich gryzoni kopiących chodniki podziemne nie znalazłem nigdzie obszerniejszych wzmianek o fosylnych lub subfosylnych ich biotopach. Wszystkie opisy odnoszące się do kopalnych gryzoni zajmują się tylko ich resztkami kostnymi (jak czaszki, zęby itp.), pomijają zaś zupełnie opis warunków ich życia, które były oczywiście bardzo różne w ciągu zmieniających się faz klimatycznych, w czasie trwania plejstocenu i holocenu.

CHARAKTERYSTYKA CHODNIKÓW

Na załączonych fotografiach (tabl. I, ryc. 1 i 2) dostrzec można następujące szczegóły, dotyczące występowania i charakteru chodników:

1) chodniki te występują tylko w górnej zwietrzałej części pokładu kredy, pod warstwą napływowych piasków i żwirów,

2) chodniki *a* i *b* są pionowe i mają wyraźnie lejkowato rozszerzone ujścia górne, zatkane kredą nie zaś piaskiem,

3) w żadnym z chodników nie znaleziono śladów piasku lub żwiru, lecz tylko resztki roślin i gleby czarnej (rendziny).

Z powyższych faktów wynika, że chodniki są starsze od pokrywającej je w tym miejscu obecnie warstwy osadów napływowych, a otwory wyjściowe chodników *a* i *b* zostały zatkane kredą przez same zamieszkujące je zwierzęta, w czasie gdy wzgórze kredowe było jeszcze suche, a więc przed osadzaniem tu przez wodę płynącą warstw piasków i żwirów.

Chodniki *a* i *b* odpowiadają dokładnie opisom tzw. otworów wpadowych chomika. Mają one kształt pionowych, lejkowato rozszerzających ku górze kanałów, o średnicy około 6—8 cm. Otwory te zatyka chomik na zimę materiałem skalnym z otoczenia; w tym przypadku do tego celu posłużył się zwietrzałą kredą z powierzchni podówczas nagiego jeszcze wzgórza wapiennego.

Inaczej przedstawia się komora spichrzowa, położona najgłębiej. Tworzy ona ślepo kończące się wydrążenie, przebiegające poziomo i połączone z systemem chodników gryzonia częściowo tylko zachowanym, ukośnie biegnącym kanałem. Długość komory wynosi około 50 cm. Jest to niewątpliwie komora spichrzowa. Wypełniają ją wyraźnie warstwowane, silnie rozłożone, brunatne resztki roślinne. Częściowo zachowany chodnik łączył zapewne komorę spichrzową z komorą mieszkalną zwierzęcia.

Widoczny na fotografii tuż nad komorą ostro zakończony brunatny ułamek drewna należy — według świadectwa mgra Celińskiego — do brzozy i przedstawia część systemu korzeniowego tego drzewa, które rosło na powierzchni suchego kredowego pagórka, w czasie gdy gryzonie budowały tu swe podziemne chodniki.

Zarówno układ, jak wymiary i zawartość chodników oraz komory spichrzowej dowodzą, że mamy tu do czynienia z subfosylnym chomikiem, który zajmował w Mielniku wzgórze wapienne przed zalaniem go wodą i pokryciem warstwą osadów napływowych. Za tym przypuszczeniem przemawia również znalezienie w komorze kilkudziesięciu krótkich włosów chomika, białych i czarnych.

ANALIZA ZAWARTOŚCI KOMORY SPICHRZOWEJ

Analizie botanicznej poddano próbkę zawartości komory spichrzowej. Próbka ta przedstawiała mniej więcej prostokątną kostkę, długości 18 cm, szerokości około 12 cm i grubości około 8 cm. Po zagotowaniu w wodzie z ługiem przepłukano około trzech czwartych próbki, pozostawiając w zbiorach tylko drobny jej ułamek, przedstawiony na tablicy II (1 i 2). W bezpostaciowej substancji brunatnej, złożonej niemal wyłącznie z resztek roślinnych, główną rolę odgrywały dość szczelnie ze sobą zlepione nasiona oraz resztki tkanek liści, włókna roślinne i liczne kawałki kory brzozowej, które noszą na sobie wyraźne ślady zaokrąglenia. Wyścielały one jak gdyby ścianę komory spichrzowej.

a. *Analiza szczątków makroskopowych*

Analiza makroskopowa wykazała bogaty skład gatunkowy spichlerza. Na pierwsze miejsce wysuwa się tu ogromna ilość nasion kąkolu (*Agrostemma Githago*), które to nasiona obok odłamków kory brzozowej były

głównym składnikiem subfosylnej masy spichrzowej. Ten fakt jak i inne okoliczności, o których będzie mowa poniżej, skłaniają do przypuszczenia, że magazyn żywnościowy chomika był magazynem zimowym, już opróżnionym przez zwierzę przed ostatecznym opuszczeniem go wczesną wiosną.

Lista znalezionych gatunków, mniej więcej pełna, została zestawiona w kolejności uwzględniającej częstość poszczególnych szczątków roślinnych i przedstawia się następująco:

Lista gatunków

	Nazwa rośliny	Ilość nasion lub owoców		Nazwa rośliny	Ilość nasion lub owoców
1	Kąkol pospolity (*Agrostemma Githago* L.)	∞	16	Wyka drobnokwiatowa (*Vicia hirsuta (L.)* P. F. Gray)	3
2	Szczaw polny (*Rumex acetosella* L.)	88	17	Gwiazdnica trawiasta (*Stellaria graminea* L.)	3
3	Włośnica sina (*Setaria glauca* (L. P. B.)	87	18	Tobołki polne (*Thlaspi arvense* L.)	3
4	Szelężnik większy (*Alectorolophus glaber)* (Lam.) (Beck.)	75	19	Groszek (*Lathyrus* sp.)	3
5	Komosa biała (*Chenopodium album* L.)	64	20	Rdest powojowy (*Polygonum convolvulus* L.)	2
6	Stokłosa żytnia (*Bromus secalinus* L.) częściowo S. płonna (*B. sterilis* L.)	56	21	Szczaw kędzierzawy (*Rumex crispus* L.)	2
7	Gorczycznik pospolity (*Barbarea vulgaris*)	23	22	Komosa wielonasienna (*Chenopodium polyspermum* L.)	2
8	Nawrot polny (*Lithospermum arvense* L.)	22	23	Kościenica wodna (*Malachium aquaticum* (L.) Fr.	2
9	Rdest plamisty (*Polygonum persicaría* L.)	21	24	Sporek polny (*Spergula arvensis* L.).	2
10	Proso zwyczajne (*Panicum miliaceum* L.)	12	25	Powój polny (*Convolvulus arvensis* L.)	2
11	Bodziszek gołębi (*Geranium columbinum* L.)	8	26	Farbownik lekarski (*Anchusa officinalis* L.)	1
12	Rdest ostrogorzki (*Polygonum hydropiper* L.)	6	27	Poziewnik szorstki (*Galeopsis tetrahit* L.)	1
13	Bniec biały (*Melandrium album* (Mill.) (Garcke)	6	28	Psianka czarna (*Solanum nigrum* L.).	1
14	Goździk kropkowany (*Dianthus deltoides* L.)	4	29	Niezapominajka (*Myosotis* sp.)	1
15	Rdest ptasi (*Polygonum aviculare* L.)	3	30	Pięciornik (*Potentilla* sp.)	1
			31	Brzoza brodawkowata (*Betula verrucosa* Ehrh.)	○
			32	Dąb (*Quercus sp.)*	1

Kora brzozy (*Betula verrucosa* Ehrh.) znajduje się w chodnikach i w komorze spichrzowej w dużej ilości. Dąb (*Quercus* sp.) występuje tu rzadko w postaci maleńkich węgielków.

Powyższa lista szczątków makroskopowych byłaby bogatsza, gdyby określono przynajmniej rodzajowo liczne zhumifikowane szczątki innych roślin, zwłaszcza zaś traw, ich plew i plewek oraz blaszek liściowych.

b. *Analiza pyłkowa*

Wykonano analizę pyłkową brunatnej zawartości komory spichrzowej. W pierwszej próbce orientacyjnej w pięciu preparatach w KOH, przy bardzo niskiej frekwencji pyłków (około 14 na 1 cm^2) i sumie ogólnej pyłku wynoszącej 266 ziarn, znaleziono z drzew: *Pinus* 19, Alnus 2, *Tilia* 1, *Betula* 3, zaś z roślin zielnych uderzająco dużą ilość pyłku traw (*Gramineae)* 245 oraz *Rumex* 1, *Chenopodiaceae* 1, *Rubiaceae* 1, *Compositae* 3, *Cruciferae* 1, *Umbelliferae* 3 i *Caryophyllacea* 5.

Celem dokładniejszego zbadania pyłku traw wykonano drugą analizę pyłkową, przy czym zastosowano metodę zagęszczania ilości pyłku [1]. Na pięciu preparatach i powierzchni 20 cm^2 znaleziono z drzew: *Pinus* 9, *Betula* 3, *Tilia* 1, *Alnus* 1, *Fraxinus* 1, *Salix* 1, — zaś z roślin zielnych: traw (*Gramineae*) 348, *Rumex* 13, *Umbelliferae* 12, *Caryophyllaceae* 4, *Campanulaceae* 4, *Compositae tubiflorae* 3, *Artemisia* 2, *Chenopodiaceae* 2, *Cruciferae* 2, *Compositae liguliflorae* 1, *Rubiaceae* 2, *Cyperaceae* 1, *Convolvulus arvensis* 1 i *Plantago lanceolata* 1. Oprócz tego znaleziono nieliczne zarodniki mchów oraz liczne zarodniki grzybów, wśród których były reprezentowane rodzaje pasożytne: *Ustilago, Tilletia* i *Eutyloma* (Tablica II).

Na szczególną uwagę zasługuje ilościowo najliczniejszy pyłek traw. Z ogólnej sumy 348 ziarn pyłku, 123 ziarna przedstawiało pyłek typu *Cerealia*, przy czym tylko 7 z nich należało do żyta (*Secale cereale*), zaś cała niemal reszta do pszenicy (*Triticum*). Pyłek zbóż miał wielkość w granicach od 46—63 μ, reszta zaś pyłku traw miała wymiary znacznie mniejsze (21—27 μ).

Powyższy wynik analizy pyłkowej budzi z kilku względów zainteresowanie. Najprzód jest on interesujący dlatego, iż okazuje się, że w tego rodzaju osadach spiżarnianych, bądź co bądź przy utrudnionym dostępie powietrza (głęboko pod ziemią!), pyłek może zachować się w stanie kopalnym przez dłuższy czas. Po wtóre ważne jest, że w tych warunkach zachował się dobrze pyłek zbóż (*Cerealia*).

Należy stwierdzić, że wyników tej analizy pyłkowej nie można porównywać wprost z analogicznymi wynikami analizy pyłkowej wy-

---

[1] Tę pracę wykonała mgr J. Koperowa, za co jej serdecznie dziękuję.

konanej na powierzchni ziemi w osadach wodnych lub w torfie, gdyż czynnikiem osadzającym pyłki nie był tu wiatr, lecz zwierzę, które wniosło do swej podziemnej spiżarni na futerku lub wraz z nasionami roślin (względnie korą lub liśćmi) pyłek przyczepiony do zbieranych przez zwierzę przede wszystkim ziarniaków zbóż i innych traw lub ich plew i plewek. Dlatego to w obydwu próbkach najwięcej znaleziono pyłku traw, a wśród nich znów najwięcej pyłku pszenicy (*Triticum*), który w klejstogamicznych kwiatach tego zboża zachowuje się obficie i długo wśród plew i na ziarnie. Zupełnie fałszywe byłoby tu tłumaczenie przewagi pyłku traw w sposób taki, w jaki czynimy to w analizach pyłkowych torfowisk lub osadów wodnych, gdzie wysoka wartość NAP, w której *Gramineae* odgrywają ważną rolę, uchodzi za wskaźnik słabego zalesienia lub nawet bezleśności okolicy. W naszym przypadku wprowadzenie zbiorowego pojęcia NAP (pyłku nie drzew) i przeciwstawienie go innym grupom pyłku jest niedopuszczalne. Równie nieuzasadniony byłby jakikolwiek wniosek o składzie gatunkowym drzew w lesie nad Bugiem w okolicy Mielnika na podstawie analizy pyłkowej chomikowego spichrza, gdyż obecność i stosunek ilościowy pyłku poszczególnych gatunków drzew jest tu przypadkowy i ściśle lokalny. Można by co najwyżej zaryzykować przypuszczenie, że nieobecność pyłku jodły i świerka jest — być może — wskazówką, iż subfosylny spichlerz chomika pochodzi z czasów, gdy jodła nie dotarła jeszcze w pobliże Bugu, nieobecność zaś pyłku świerka można by łączyć z faktem, iż Mielnik leży w tzw. bezświerkowym pasie.

Obecność pyłku roślin zielnych (poza trawami) posiada w spektrum z Mielnika pozytywne znaczenie, stwierdzając obecność na wzgórzu kredowym tych roślin należących do 11 różnych rodzin. Największe znaczenie jednakże posiada fakt stwierdzenia obecności pyłku żyta (*Secale cereale*), choć w uderzająco małej ilości w porównaniu z wielką ilością pyłku pszenicy (*Triticum*). Zasadnicze znaczenie tego faktu stanie się jasne w dalszym toku tej pracy.

Tutaj stwierdzimy tylko, że małą ilość tego tak obficie pylącego się zboża wiatropylnego należy wytłumaczyć zapewne tym, że materiał roślinny, którym wypełnił chomik swą spiżarnię, zbierany był w okresie późnego lata (po dojrzeniu pszenicy), kiedy żyto dawno już przestało się pylić. Za tezą późnego zbioru zapasów przez chomika przemawia brak lub mała ilość pyłku roślin zielnych kwitnących na wiosnę lub wczesnym latem.

WYNIK ANALIZY FLORYSTYCZNEJ

Biorąc pod uwagę wyniki pełnej analizy florystycznej zawartości zbiornika spichrzowego chomika z Mielnika, przeprowadzonej na szczątkach makroskopowych i mikroskopowych, można znaleźć dla nich wspól-

ny wyraz, gdy wypowiemy go w postaci spektrum geograficzno-archeologicznego na podstawie charakteru poszczególnych gatunków (niekiedy rodzajów) tzn. 1⁰ pod względem ich pochodzenia, 2⁰ pod względem stopnia związania ich z kulturą ludzką. W klasyfikacji tej oparto się tutaj głównie na danych zestawionych przez Nowińskiego (1955).

SPEKTRUM GEOGRAFICZNO-ARCHEOLOGICZNE WYKOPALISKA Z MIELNIKA

I. *Apofity nie użytkowane przez człowieka*

Betula sp.
Malachium aquaticum
Alectorolophus maior
Galeopsis tetrahit
Plantago lanceolata
Stellaria graminea
Dianthus deltoides (lub *D. armeria*)
Geranium columbinum

II. *Apofity użytkowane przez człowieka*

Quercus sp.
Rumex acetosella
„ *crispus*
Chenopodium album
„ *polyspermum*
Polygonum convolvulus
„ *lapatifolium*
„ *persicaria*

III. *Archeofity*

Agrostemma githago
Bromus secalinus
Convolvulus arvensis
Lithospermum arvense
Polygonum aviculare
Setaria glauca
Solanum nigrum
Spergula arvensis
Vicia hirsuta
Anchusa officinalis
Thlaspi arvense

IV. *Rośliny uprawne*

Panicum miliaceum
Triticum sp.
Secale cereale

Inne kategorie roślin synantropijnych tj. epekofity, ergazjofigofity i efemerofity, których przedstawiciele zjawili się u nas dopiero w czasach historycznych, nie są wcale reprezentowane w subfosylnym spichrzu chomika w Mielniku. Ten znamienny fakt potwierdza ponad wszelką wątpliwość przedhistoryczny wiek naszego wykopaliska.

Spektrum składu gatunkowego (rodzajowego) subfosylnej flory z Mielnika przedstawić zatem można w następującym obrazie:

	Ilość gatunków	Apofity ogólnie	Apofity nieużytkowane	Apofity użytkowe	Archeofity	Rośliny uprawne
Mielnik	30 100%	16 53.4%	8 26,7%	8 26,7%	11 36,7%	3 10,0%

Jeżeli chodzi o związanie roślin subfosylnych z archeologią, to związek ten wyraźnie wykazuje, choć w różnym stopniu, z górą 60% gatunków. Główną grupę tworzą tu zboża. Pomijając proso, które jako najstarsze uprawiane zboże od neolitu po dzień dzisiejszy towarzyszy u nas stale kulturze ludzkiej, oraz pszenicę znaną od neolitu i żyto uprawiane dopiero w okresie halsztackim (lecz już od neolitu obecne na polach uprawnych jako chwast zbożowy) — należą tu dwa typowe chwasty zbożowe, tj. kąkol pospolity i nawrót polny, następnie tacy typowi „towarzysze kultury" (Nowiński 1955), jak *Plantago lanceolata, Chenopodium album, Ch. polyspermum, Polygonum aviculare, Vicia hirsuta* i *Galeopsis tetrahit*, wreszcie inne chwasty polne nie typowo zbożowe, jak *Spergula arvensis, Convolvulus arvensis, Thlaspi arvense, Solanum nigrum* i in.

Interesującą cechą negatywną listy gatunków subfosylnych z Mielnika jest nieobecność w niej roślin pochodzących z naturalnych zbiorowisk muraw kserotermicznych, występujących do dnia dzisiejszego na nagich wapiennych wzgórzach w okolicy tego miasta (Celiński 1955). Do tej grupy można by co najwyżej zaliczyć jeden gatunek, a mianowicie *Dianthus deltoides* (vel *Armeria*); tu też zapewne, choć częściowo, należą przedstawiciele rodzin roślin zielnych wykrytych w postaci pyłku.

Subfosylny biotop chomika w Mielniku był synantropijnym biotopem. Nie wyklucza to oczywiście możliwości równoczesnego życia chomika w Mielniku w innym, nie synantropijnym biotopie, tj na wzgó-

rzach kredowych nie zajętych przez kulturę ludzką. Jednakże przypuszczenie takie wydaje się mało prawdopodobne. Trudno przypuścić, ażeby kolonie tego zwierzęcia żyły w Mielniku równocześnie i obok siebie w dwu tak różnych biotopach. Synantropijny jest bowiem z natury zasobny w pożywienie, drugi zaś — naturalny, pokryty przez murawy kserotermiczne, jest i był zawsze bez porównania uboższy w pokarm.

Podstawowym pożywieniem chomika w Mielniku były niewątpliwie zboża: proso i pszenica. Nie wiadomo, czy obecne tam żyto rosło w postaci upraw, czy tylko jako chwast na polach pszenicy. Poza tym dostarczały chomikowi pożywienia liczne trawy o dużych i mącznych ziarniakach, takie jak włośnica i stokłosy oraz inne w komorze spichrzowej znalezione w większej lub mniejszej ilości rośliny jadalne, a wreszcie kora brzozowa. Natomiast kąkol przewyższający tam wielokrotnie ilościowo wszystkie inne razem wzięte nasiona roślin prawdopodobnie nie był przez chomika zjadany, zapewne z powodu jego trujących właściwości. Przypuszczenie to opieram na tym, że nasiona subfosylne kąkolu, choć największe ze wszystkich, są zachowane w całości i wyjątkowo tylko można znaleźć luźne odłamki ich charakterystycznej i łatwej do rozpoznania łupiny. Fakt występowania nasion kąkolu w bardzo wielkiej ilości łatwo można wytłumaczyć selekcją dokonywaną w spichrzu przez chomika, który w czasie zimy wybierał i zjadał ze swoich zapasów zimowych przede wszystkim nasiona nadające się do spożycia (pszenicę, proso i in.), pozostawiał zaś nietknięte trujące nasiona kąkolu. W ten najbardziej prawdopodobny sposób można wytłumaczyć zagadkowy fakt nagromadzenia przez chomika nasion kąkolu w ogromnych ilościach w Mielniku. Odpowiedzi rozwiązującej to zagadnienie mogą dostarczyć jedynie badania doświadczalne nad odżywianiem się chomików hodowanych. W dostępnej mi literaturze nie znalazłem żadnej wzmianki na ten temat. Petsch (1952) wspomina, że w zapasach chomika stwierdził wielką ilość nasion trującego lulka (*Hyosciamus niger*). Autor wysnuwa z tego faktu niesłuszny zapewne wniosek, że chomik zbiera na zimę i zjada nasiona tej trującej rośliny. Prawdopodobniejsze wydaje się przypuszczenie, że przypadek nagromadzenia przez chomika nasion lulka należy wytłumaczyć tak, jak to uczyniono tutaj w stosunku do kąkolu. Być może, że ta sama okoliczność tłumaczy również obecność w Mielniku w dość znacznej ilości nasion szeleżnika większego, który jest także rośliną trującą.

Kąkol jest typowym chwastem zbożowym, obecnie najczęściej spotykanym w życie lub w pszenicy, natomiast wśród prosa może on zjawiać się, lecz rzadko i tylko wtedy, gdy uprawa jest niestaranna. Kąkol w Mielniku był zbierany przez chomika zapewne w uprawach pszenicy, która — sądząc z ilości kąkolu, nie spożytego przez chomika — musiała odgrywać wśród roślin zjadanych przez niego co najmniej tak ważną rolę, jak proso.

Streszczając to, co wyżej podano, można subfosylny biotop chomika z Mielnika opisać krótko w następujący sposób:

Na suchym wzgórzu zbudowanym ze zwietrzałych do znacznej głębokości skał kredowych (ok. 2 m), pokrytym cienką warstwą czarnej gleby, znajdowała się osada ludzka, a przy niej skupienie roślin uprawnych i chwastów synantropijnych. Uprawy pszenicy i prosa odgrywały tu główną rolę. O życie, poza stwierdzeniem jego obecności, nic dokładniejszego nie można powiedzieć. Rosły tu także chwasty uprawowe i azotolubne rośliny ruderalne. Z drzew na miejscu rosła zapewne tylko brzoza, a może także dąb, gdyż stwierdzono w chodniku chomika jego węgielki, które mogły pochodzić z palenisk człowieka. W pobliżu tego biotopu chomika były miejsca wilgotne, o czym świadczy obecność w zbiorze chomika pojedynczych nasion kościenicy wodnej oraz kilku innych apofitów, rosnących w naturalnych siedliskach wilgotnych. W dalszej odległości rosły olszyny, zarośla wierzbowe, a także lasy sosnowe i mieszane.

W takim to wybitnie synantropijnym przedhistorycznym biotopie żyjący chomik kopał swe chodniki i jamy w zwietrzałej, do 2 m sięgającej warstwie powierzchniowej kredy. Zatkane kredą lejkowate otwory chodników wpadowych dowodzą, iż siedlisko to było wówczas suche i nie ulegało zalewom wodnym, co dla życia tego stepowego gryzonia było okolicznością szczególnie korzystną.

Ze stanowiska zoogeograficznego występowanie chomika na suchych wzgórzach wapiennych nad Bugiem jest zjawiskiem naturalnym. Stach (1919) na mapie zasięgu chomika w Polsce przeciąga linię jego granicy północnej przez okolice Mielnika wzdłuż Bugu. Starsze źródła polskie i rosyjskie podają stanowiska występowania chomika ku północy na Litwie i dalej w ZSRR aż po Smoleńsk. Dokładne dane o jego rozmieszczeniu geograficznym w Europie i w Azji podają Winogradow i Gromow (1952).

OSADNICTWO LUDZKIE W MIELNIKU

Dla osadnictwa ludzkiego wzgórza wapienne okolic Mielnika nad Bugiem były siedliskiem szczególnie korzystnym co najmniej od neolitu. Z badań Szmita (1929) nad osadnictwem epoki kamiennej na Podlasiu wynika, że w kredzie w Mielniku występują liczne krzemienie, które obok surowca narzutowego służyły pierwszym osadnikom Podlasia za materiał do wyrobu narzędzi. W odległości 100 m od południowej granicy kopalni kredy (zwanej „Głogi") na wysokości 15 m nad poziomem Bugu stwierdzono obecność trzech skupień takich narzędzi, na powierzchni około 60 arów.

Występują tam rdzenie, wióry i narzędzia, których przewaga należy do grupy przemysłów zwanych świderskimi lub chwalibogowickimi. Na

innym stanowisku (Mielnik II) stwierdzono obecność kilku fragmentów narzędzi neolitycznych (Jakimowicz 1923). Na Górze Zamkowej istniejące w Mielniku późniejsze Grodzisko pochodzi zapewne z XII—XIV wieku. Grodzisko to było i jest niszczone od strony Bugu przez wybieranie z niego materiałów dla celów budowlanych.

Powyższą garść wiadomości o prehistorii i wczesnej historii człowieka w okolicy Mielnika zawdzięczam uprzejmości prof. Wł. Antoniewicza, za którą mu serdecznie dziękuję. Podobno w tej okolicy nad Bugiem odkryto jeszcze inne archeologiczne wykopaliska, jednakże wiadomości o nich nie zostały dotychczas opublikowane.

Wobec obecności na wzgórzach w Mielniku kilku kultur ludzkich, pochodzących z różnych czasów a nie zawierających szczątków roślinnych, nie można w tej chwili związać jakiejś ściśle określonej kultury z opisanym tu subfosylnym biotopem chomika.

PRÓBA OKREŚLENIA WIEKU SUBFOSYLNYCH SZCZĄTKÓW ROŚLIN

Przy określeniach absolutnego wieku opisanych subfosylnych szczątków roślin z Mielnika nie można było zastosować metody radiowęgla (C^{14}), gdyż w Polsce nie posiadamy jeszcze niestety laboratorium, które by mogło podjąć się wykonania tego rodzaju zadania. Dlatego niżej podana próba oparta jest na innej podstawie, a mianowicie na charakterystycznym spektrum geograficzno-archeologicznym zbioru subfosylnych roślin.

Spektrum to charakteryzują: 1^0 przewaga apofitów nad archeofitami oraz zupełny brak młodszych historycznie roślin synantropijnych z kategorii epekofitów, egrazjofigofitów i efemerofitów, 2^0 pośród archeofitów występujące w wielkiej ilości nasion dwu starych historycznie chwastów zbożowych, a mianowicie kąkolu i nawrotu polnego; 3^0 ze zbóż uprawianych przez człowieka obecność makroskopowych lub mikroskopowych szczątków trzech zbóż: prosa, pszenicy i żyta; obecność drugiego z nich, tj. pszenicy (niewiadomego gatunku), stwierdzono w postaci znacznej ilości pyłku, zaś obecność żyta tylko ze znikomej ilości pyłku; 4^0 wśród pyłków drzew stwierdzonych w analizie pyłkowej nie znaleziono zupełnie pyłku jodły i świerka. Ostatnio wspomniany fakt popiera przypuszczenie, że drzew tych nie było w pobliżu Mielnika nad Bugiem w okresie, gdy żył tam subfosylnie stwierdzony chomik. Z analiz pyłkowych wykonanych w holoceńskich torfowiskach i osadach wodnych Podlasia wiadomo, że jodła (wraz z bukiem) zjawiła się tu w holocenie dopiero w okresie zwilgotnienia i ochłodzenia się klimatu, który nastąpił po okresie stosunkowo suchego i ciepłego optimum klimatycznego, zapewne w czasie przejścia kultury brązu w kulturę żelaza. Temu ważne-

mu momentowi stosunkowo nagłego i równoczesnego pogorszenia się klimatu, odpowiada w Europie poziom rekurrencyjny Granlunda Ry III, który datowany jest na czas około 500—700 lat p.n.e., czyli na około 2500—2700 lat przed chwilą obecną. W tym też mniej więcej czasie rozpowszechniła się w Polsce uprawa żyta.

Fakty przytoczone wyżej są ze sobą zgodne i pozwalają na określenie w przybliżeniu wieku subfosylnego chomika w Mielniku, jako zapewne nie młodszego od okresu halsztackiego i nie starszego aniżeli neolit.

Pragnę tu zwrócić uwagę na jeden jeszcze szczegół, odnoszący się do wieku omówionego wykopaliska. Jak już wspominano na wstępie (por. Tablica I) kreda, w której znaleziono florę prehistoryczną, przykryta jest warstwą 60 cm grubą żwirów i piasków. Zanim osad ten został złożony, chomik opuścił to miejsce na wzgórzu, tak że woda niosąca żwir i piasek nie zalała jego chodników, gdyż ich ujścia zewnętrzne zostały już przedtem zatkane kredą przez samo zwierzę. Ponieważ punkt, o który chodzi, położony jest pod Górą Zamkową obecnie na wysokości ok. 10—12 m ponad powierzchnią przeciętnej wody w korycie Bugu, przeto zalanie wodą tak wysokiego miejsca i osadzenie na nim serii piaskowo-żwirowej wymaga przyjęcia istnienia tu okresu czasu o silnie wzmożonych opadach i w związku z tym niezwykle wysokiego poziomu wód. Tego rodzaju przemiana klimatu dość suchego na wilgotny nastąpiła właśnie na przejściu brązu w żelazo, czyli około 2500 — 2 700 lat wstecz.

Powyższe rozumowanie byłoby bardziej prawdopodobne, gdyby było poparte badaniami geologiczno-morfologicznymi. Badania geologiczne przeprowadził tu Prószyński (1952), a chociaż podał on w swej pracy szereg interesujących szczegółów, nie są one jednakże wystarczające do określenia wieku lokalnych tarasów pod Mielnikiem. Nie ulega wątpliwości, że o ile zmiana klimatu była tu czynnikiem, który spowodował przykrycie osadami wodnymi prehistorycznego wzgórza w Mielniku, to w takim razie ślady tego powinny być dotychczas dobrze zachowane w postaci wysoko położonego tarasu rzecznego. Przypuszczenie to tylko do pewnego stopnia zdaje się potwierdzać wiadomość z przytoczonej wyżej pracy Szmita (1929), iż stanowisko trzech skupień narzędzi krzemiennych, znajdujące się na powierzchni Wzgórza Zamkowego w Mielniku, „zajmuje krawędź tarasu erozyjnego, w odległości 100 m od południowej granicy kredy, na wysokości 15 m. nad poziomem Bugu".

CHOMIK WSPÓŁCZESNY

Doskonały znawca zagadnienia historii fauny stepów i tundry w Europie Nehring (1890), już przed blisko 70 laty określił trafnie wymagania życiowe chomika i jego stosunek do kultury ludzkiej. Uznając go za zwierzę z pochodzenia stepowe, wyraźnie jednakże stwierdził,

że nie wymaga ono do życia klimatu stepowego i zadowala się stepem kulturowym, wytworzonym przez człowieka w Europie środkowej w postaci pól uprawnych, o ile tylko ich gleba nie jest podmokła oraz jest mniej lub więcej zbita, tzn. gliniasta lub gliniasto-piaszczysta, nie zaś czysto piaszczysta. Zwartych lasów — pisał Nehring — chomik unika na równi z obszarami zatorfionymi. Potrafi on też utrzymać się w skalistych obszarach, o ile nie brak im pokrycia gleby gliniastej.

Późniejsza literatura przyniosła sporo wiadomości o biotopie chomika i jego przeszłości w Europie. Wiadomości w znanym dziele Brehma są często przesadne, jak np. o tym, że chomik jest w stanie zamagazynować w swojej jamie spichrzowej do 1 cetnara zboża. W rzeczywistości największe ilości zboża, jakie wydobyto z gniazda zimowego samca, nie przewyższały 15 kg (Petsch 1942). Nowsze informacje na ten temat można znaleźć w dziele Mohra (1938) oraz w nowszych pracach Petscha (1949 i 1952). W interesującej rozprawie Stacha (1919) znajdują się wiadomości o rozmieszczeniu geograficznym chomika w Polsce. Wreszcie o chomiku w ZSRR znajdujemy informacje w dziele Winogradowa i Gromowa (1952). Krótkie popularne wiadomości o chomiku zawiera także książeczka Skuratowicza (1954).

O ile, nie będąc zoologiem, mogę ocenić wartość wymienionych źródeł, to najdokładniej poza Brehmem opisuje biotop chomika w Europie środkowej (zwłaszcza w Niemczech) Petsch (1952). Interesujące u niego są zwłaszcza wiadomości o sposobach kopania chodników i o budowie komór podziemnych (gniazd) przez samców i samice chomika. Przytoczymy tu kilka szczegółów na ten temat.

Chomik jest okolicznościowym wszystkożercą. Zjada on w lecie zarówno napotkane przypadkiem owady, myszy, jaszczurki lub nawet ptaszki, lecz w swych komorach spichrzowych (stare samce mają nieraz po 2—5 takich komór, w których gromadzą zapasy przez całe lato) gromadzi on przede wszystkim jadalne nasiona i owoce, zebrane w pobliżu gniazda. Gniazda te znajdują się w Europie środkowej bądź na polach uprawnych, bądź też wśród roślin ruderalnych na ugorach i nieużytkach. Tylko wtedy, gdy chomik żyje w monokulturach (np. na polu pszenicy lub grochu), zbiera i gromadzi on przede wszystkim jedną roślinę uprawną. Stare i suche ugory oraz nieużytki zajęte przez roślinność ruderalną są naturalnymi rezerwatami chomika, z których rozszerza on swój zasięg w latach suchych na tereny przyległe. W latach mokrych kurczy swój lokalny zasięg, zaś w dłużej trwających okresach wilgotniejszego klimatu pozostaje tylko na wzgórzach.

Gdy wczesną wiosną (luty, marzec) budzi się on ze snu zimowego, dojada w komorze spichrzowej swoich zapasów, po czym opuszcza stare gniazdo i buduje sobie nowe. Samica (obarczona troską o potomstwo

z dwukrotnego pomiotu w roku) spieszy się przy gromadzeniu zapasów zimowych i robi to często dopiero jesienią. Jej leża zimowe znajdują się głębiej aniżeli samca (około 2-3 m pod ziemią), a ponieważ nie jest w stanie zgromadzić tyleż zapasów, co samiec, przeto na wiosnę szybciej opuszcza gniazdo.

Ważnym szczegółem jest fakt, że późną jesienią chomik znosi niekiedy do swej spiżarni znaczne ilości traw i innego ziela oraz kory. Nasz chomik w Mielniku tak właśnie uczynił, gdyż ważnym składnikiem jego zapasów zimowych były liście traw oraz kora brzozowa.

Nie możemy wdawać się tu w opis chodników i jam chomika. Pomimo wielu interesujących spostrzeżeń nagromadzonych na ten temat w literaturze, brak w niej zupełnie dokładnych florystycznych analiz zapasów zimowych chomika. Wszystkie, jakie znalazłem, są ogólnikowe i nie podają dokładnej listy gatunków roślin ani też ich ilościowych stosunków. Nawet pod tym względem najdokładniejszy Petsch (1952) przytacza poza nasionami roślin uprawnych co najwyżej nazwy rodzajowe innych roślin, takie jak: *Polygonum, Plantago, Sonchus, Euphorbia* i in. Tenże autor wspomina o gromadzeniu przez chomika również nasion trujących gatunków takich, jak *Solanum tuberosum, Solanum nigrum* i *Hyosciamus niger*.

W świetle powyższych krótkich uwag o współczesnym biotopie chomika w Europie środkowej, wykazuje subfosylny jego biotyp w Mielniku istotne do niego podobieństwo z pewnymi wszakże zastrzeżeniami. Tak jak chomik współczesny, żył także chomik w Mielniku w sąsiedztwie polowych upraw ludzkich, a więc w siedlisku typowo synantropijnym. Bardzo głębokie umieszczenie komory spichrzowej wskazuje na to, że prawdopodobnie materiał roślinny tu opisany pochodził z zimowej komory samicy, która uzupełniła w nim swe późnojesienne zbiory naprędce zebranymi liśćmi traw i korą brzozy. Cechą odróżniającą subfosylny biotop chomika od współczesnego jest panujący udział w jego magazynie żywnościowym apofitów i archeofitów i zupełny brak jakichkolwiek roślin obcych nowszego pochodzenia. Ten fakt sam przez się świadczy o przedhistorycznym wieku opisanych śladów chomika w Mielniku.

Na tym tle powstaje pytanie, czy na podstawie charakterystycznych spektrów geograficzno-archeologicznych zawartości różnowiekowych komór spichrzowych chomika można wysnuwać wnioski dotyczące datowania osad chomika w podobny sposób, jak to czynimy na podstawie dokumentów archeologii ludzkiej.

Sądzę, że na to pytanie można by odpowiedzieć twierdząco, gdyby chociaż w jednym rejonie geograficznym, przedstawiającym korzystne warunki życia dla chomika, powiodło się odkopać opuszczone w różnych okresach czasu jego komory spichrzowe, podobne do fragmenta-

rycznych resztek opisanych tutaj z Mielnika. Tego rodzaju poszukiwań nikt jeszcze planowo nie przeprowadził. Przypadkowo odkrywane w gliniankach, przekopach lub kamieniołomach ich ślady albo uchodzą całkowicie uwagi, albo co najwyżej znajdujemy o nich krótkie wzmianki wtedy, gdy znaleziono w nich kości zwierząt. Wyjątkowo interesujące pod tym względem informacje podał jedynie Nehring (1890). Pisze on m. in. (str. 199), że „koło miejscowości Thiede i Westeregeln znajdował często subfosylne ślady chomika, gęsto obok siebie występujące. O starszych „dyluwialnych" (a zatem już fosylnych) jego śladach mówi tenże badacz, że były one znalezione w okolicy miejscowości Goslar. W okolicy miejscowości Westerregeln posiadał zawsze chomik szczególnie korzystne warunki i dotychczas jeszcze występuje on tam często. Z tego wynika, że możliwe jest znalezienie takich miejsc, w których można by odkopać fosylne, subfosylne i współczesne podziemne jamy chomika i wydobywać resztki ich spichlerzy roślinnych, dokumentujących różnice, jakie w ich składzie florystycznym zachodziły w ciągu może nawet kilku tysięcy lat. Jest jasne, że taka szczęśliwie dokonana seria wykopalisk dorównałaby, a może nawet przewyższałaby swym znaczeniem archeologiczne ludzkie wykopaliska roślin, które mają zawsze charakter mniej lub więcej przypadkowy.

Dyluwialnych czyli ściśle kopalnych resztek chomika Nehring w Westeregeln nie stwierdził. Natomiast w miejscowościach położonych dalej na południu (np. Saalfeld, Neumühle i i.) są plejstoceńskie stanowiska chomika, zdaniem Nehringa, nierzadkie i występują tam one razem ze szczątkami innych zwierząt stepowych (l. c. 199). Chodzi tu oczywiście zawsze o resztki kości dyluwialnego chomika, nie zaś o jego gniazda. Poza tym kości takie były znajdywane i w innych miejscowościach (np. w Goslar w Niemczech lub u nas w Ojcowie). Ważne jest również świadectwo Nehringa o tym, że w postglacjale (zapewne w postglacjalnym optimum termicznym — przyp. aut.) zasięg geograficzny chomika był przesunięty w Europie znacznie ku południowi (aż po Paryż i Owernię we Francji). W późniejszym holocenie wycofał się chomik z Francji, który to fakt łączy słusznie Nehring (l. c. 200) ze zmianą klimatyczną, odpowiadającą, być może, temu samemu generalnemu zwilgotnieniu klimatu w Eupopie na przejściu brązu w żelazo, o którym była wyżej mowa.

ZWIĄZEK CHOMIKA Z PREHISTORIĄ CZŁOWIEKA

Nie ulega wątpliwości, że chomik jest obecnie w Europie środkowej zwierzęciem ściśle synantropijnym, tzn. jest on tu towarzyszem upraw i osad ludzkich. Hehn (1877) przyjmował późne przybycie chomika do

Europy zachodniej, gdyż łączył je z wędrówkami narodów. Sądził on, że chomik należy do tej grupy zwierząt, które nie były tu znane w wiekach starożytnych.

Dyskusję tego zagadnienia całkowicie pomijamy, gdyż jest ona świetnie przeprowadzona w pracy Stacha (1919). Stach uważa obszar nadwołżański za ośrodek, z którego się chomik rozprzestrzenił. Jego migracji ku Europie środkowej ze wschodu nie łączy on jednakże z migracjami ludzkimi, lecz przypuszcza, że dotarł on tutaj już w czasie plejstocenu, w młodszym interglacjale.

Obiektywnie należy stwierdzić, iż mimo wypowiedzi licznych badaczy nie można dziś jeszcze rozstrzygnąć pytania, czy plejstoceński chomik w Europie nawiązuje historycznie do swoich protoplastów znanych z pliocenu, czy też jest on imigrantem pochodzenia wschodniego. Ponieważ sprawa ta nie dotyczy bezpośrednio zagadnienia tutaj omawianego, przeto nie będziemy się nią zajmowali (por. zwłaszcza Nehring 1890, Stach 1919 i Petsch 1952).

Kiedy i jak powstał w Europie tak dla chomika charakterystyczny jego związek z kulturą ludzką? Jak chomik stał się tu zwierzęciem synantropijnym? — To są pytania szczególnie nas interesujące. Jest postulatem logicznym przyjęcie, iż chomik stopniowo stał się zwierzęciem synantropijnym. Jeżeli staniemy na tym stanowisku, to w obszarach stepowych ZSRR w Europie lub w Azji Zachodniej należy szukać jego biotopów naturalnych, w których zwierzę to odżywia się nasionami i innymi częściami roślin rosnących w stanie dzikim na stepie. Niestety nie znalazłem w dostępnej mi literaturze na ten temat dokładniejszych wzmianek. Jedynie Stach (l. c. str. 55) pisze o chomiku, że „niekoniecznie musi mieć jako pokarm zboże, zadowala się także ziarnami traw i roślin stepowych". W każdym razie przemiana chomika w zwierzę synantropijne odżywiające się pokarmem roślinnym zbieranym z pól uprawnych oraz z miejsc ruderalnych odbyć się musiała stopniowo, tak jak stopniowo człowiek z nomady i ze zbieracza roślin ze stanu dzikiego stał się w neolicie osadnikiem i rolnikiem. Przejście od odżywiania się dziko rosnącymi gatunkami roślin do odżywiania się roślinami przez człowieka uprawianymi lub chwastami towarzyszącymi uprawom rolnym i charakterystycznymi dla miejsc ruderalnych dokonało się u chomika również etapami i równolegle z rozwojem kultury rolnej u człowieka, od neolitu po czas obecny. Tak jak koczujący człowiek paleolityczny i mezolityczny odżywiał się jadalnymi roślinami dziko rosnącymi, czyli apofitami, podobnie czynił to zapewne i chomik żyjący w przyrodzie niezależnie od człowieka. Gdy zaś w neolicie człowiek zaczął uprawiać pola i utrzymywał na nich obcego pochodzenia rośliny uprawne a wraz z nimi rzeszę chwastów uprawo-

wych i ruderalnych, archeofity stały się obok apofitów podstawą odżywiania się zarówno człowieka, jak i chomika. Żyjąc od neolitu w sąsiedztwie człowieka i odżywiając się tym, czego mu dostarczał synantropijny biotop, zmieniał chomik równolegle z człowiekiem swój „jadłospis": obok apofitów i archeofitów stał się stopniowo użytkownikiem nowych uprawnych roślin czyli neofitów. W skrajnych przypadkach neofity mogą też być jego głównym pożywieniem, tak jak są one dziś głównym pożywieniem człowieka. Dlatego to w komorze spiżarnianej chomika żyjącego obecnie np. na polu pszenicy olbrzymią przewagę w jego komorze spiżarnianej tworzy zapas pszenicy, na polu grochu lub fasoli przewagę mają właśnie te, a nie inne neofity. Ponieważ historię neofitów, tj. ich ojczyznę i czas wprowadzenia do danego kraju, znamy dość dokładnie, przeto skład gatunkowy roślin znalezionych w komorach spichrzowych subfosylnego chomika odzwierciedla zarazem skład pożywienia roślinnego człowieka żyjącego w odpowiednim okresie przeszłości.

W ten sposób dochodzimy do wniosku, że badanie zawartości komór spichrzowych chomika pochodzących z jego różnowiekowych subfosylnych i fosylnych biotopów może dostarczyć archeologii przedhistorycznej i wczesnohistorycznej nowych i cennych materiałów dotyczących historycznej kultury materialnej człowieka. Sądzę, że zbiory roślin gromadzone przez chomika, a pochodzące z różnych odcinków czasu od plejstocenu po czas historyczny, mogłyby dobrze uzupełniać zbiory roślin subfosylnych, odnajdywane w osiedlach przedhistorycznych i historycznych samego człowieka. Niekiedy mogłyby one zastępować zbiór roślin człowieka, jak np. w przypadku opisanego tu Mielnika, gdzie chomik dostarczył pozytywnych wiadomości o przedhistorycznych roślinach użytkowych, sam zaś człowiek nie zostawił tam żadnych tego rodzaju dokumentów archeologicznych. Wartość dokumentacyjną zbiorów roślin towarzyszących człowiekowi podnosi dodatkowo fakt stwierdzony w Mielniku, że przy badaniu zawartości subfosylnych resztek roślinnych chomika można — przynajmniej niekiedy — zastosować z dobrym wynikiem metodę analizy pyłkowej.

Wyłaniająca się z powyższych uwag metoda „chomikowa" w badaniach archeologicznych mogłaby przysporzyć tej nauce korzyści, pod tym wszakże warunkiem, że sumienne i planowe poszukiwania terenowe przeprowadzone w biotopach, od dawna znanych jako szczególnie korzystne dla chomika, dostarczą wykopalisk jego spiżarń pochodzących z różnych czasów przeszłości. Czy takie serie wykopalisk uda się gdzieś odszukać, okaże przyszłość.

W badaniach materiałów tego rodzaju ważne będzie zawsze ustalenie spektrów geograficzno-archeologicznych, różno-

wiekowych wykopalisk spiżarni chomika i porównywanie ich z analogicznymi spektrami zbiorów roślin z ludzkich archeologicznych wykopalisk. Ażeby wykazać, że ta metoda umożliwia w przybliżeniu datowanie czasowe wykopalisk roślinnych zarówno człowieka, jak chomika, podaję poniżej tego rodzaju spektra geograficzno-archeologiczne dla kilku stanowisk roślin przedhistorycznych i wczesnohistorycznych, a mianowicie dla: Biskupina, Gniezna i ze Żmudzi. Równocześnie w tejże tabeli umieszczono stanowisko subfosylnego chomika z Mielnika.

Stanowisko	Wiek	Gatunków w ogóle	Apofity [1]			Archeofity [2]	Rośliny uprawne
			ogólnie	nieużytkow.	użytkowane		
Biskupin	700 — 400 przed n. e.	131 100%	97 74%	70 53,4%	27 20,6%	21 16,0%	13 9,9%
Gniezno	VIII — XIII n. e.	105 100%	65 61,9%	47 44,8%	18 17,1%	21 20,0%	19 18,1%
Żmudź [3]	VIII — XIII n. e.	50 100%	26 52%	18 36,0%	8 16,0%	15 30,0%	9 18,0%
Mielnik	jak Biskupin lub nieco starszy	30 100%	16 53,4%	8 26,7%	8 26,7%	11 36,7%	3 10,0%

Powyższa tabela ilustruje w sposób schematyczny, niemniej jednakże przekonywający wartość roślinnych spektrów geograficzno-archeologicznych dla przybliżonej oceny wieku każdego z umieszczonych na niej wykopalisk. Dowodzi ona, że metoda, o której tu mówiliśmy, posiada niewątpliwie pewne znaczenie. Znaczenie to wzmogłoby się znacznie, gdyby można było wielką grupę archeofitów podzielić w sposób ścisły na grupy historycznie różne. Niestety zadanie to w dzisiejszym stanie wiedzy naszej o pochodzeniu i historii archeofitów jest niewykonalne.

Głównym wskaźnikiem starości każdego wykopaliska zbioru roślin wieku przedhistorycznego, wczesnohistorycznego lub historycznego jest przede wszystkim wysoki procentowy udział w nim apofitów, zaś wskaźnikiem ich względnej młodości jest rosnący udział w nich archeofitów oraz zjawianie się coraz to historycznie młodszych

[1] Rośliny krajowego pochodzenia zaliczane przez Krawiecową i Nowińskiego bądź do apofitów, bądź do apofitów lub archeofitów, bądź wreszcie apofitów lub epekofitów, oraz rośliny dzikie, w obu tych pracach nie wymienione.

[2] Rośliny podane przez wymienionych autorów bądź jako archeofity, oraz jako archeofity lub epekofity, bądź wreszcie jako archeofity lub efemerofity, oraz jako epekofity.

[3] Gabryeliszki VIII wiek n. e., Welona i Bubie XIII wiek n. e.

roślin uprawnych. Podczas gdy w Biskupinie mamy apofitów ogółem 74%, to w Gnieźnie spada ich ilość do 61,9%, zaś ich udział we florze współczesnej synantropijnej Poznania można w przybliżeniu szacować tylko na ok. 40% (lub mniej) *. Teoretycznie w wykopaliskach najstarszych zarówno spiżarni chomika, jak i zbiorów roślin człowieka przedneolitycznego ilość apofitów powinna zbliżać się do 100%, zaś w najmłodszych przeciwnie, ilość roślin uprawnych (oraz chwastów upraw) powinna zbliżać się do 100%. Oczywiście jest to wskazówka czysto orientacyjna.

UWAGI EWOLUCYJNE

Przy opracowywaniu powyższej rozprawy o subfosylnym chomiku z Mielnika na podstawie jednego tylko jego stanowiska nasuwały mi się niejednokrotnie wątpliwości, czy to skromne i dotychczas jedyne tego rodzaju wykopalisko daje dostateczną podstawę do wysnuwania z niego daleko idących przypuszczeń. W miarę postępu pracy wątpliwości te nie znikły wprawdzie zupełnie, jednakże zmniejszyły się o tyle, że zdecydowałem się pracę tę ogłosić drukiem. Nie wątpię, że zagadnienia związane z chomikiem subfosylnym i fosylnym w Europie, tutaj zaledwie naszkicowane, mogą pobudzić do dalszych badań przede wszystkim botaników i prehistoryków. Poza tym sądzę, że to trudne zagadnienie, dotykające różnorodnych dziedzin wiedzy, prowadzić może do głębszego poznania przyczyn zmienności ewolucyjnej zarówno roślin synantropijnych, o których w rzeczywistości tak mało wiemy, jak i zmienności ewolucyjnej samego chomika.

O pierwszym z tych problemów, tj. o pochodzeniu i zmienności archeofitów pod wpływem często nieświadomego udomowienia przez człowieka, mówić tu nie będziemy. Co do drugiej sprawy, warto przypomnieć krótko zwłaszcza wystąpienie Simrotha (1905, 1906), który w pojawieniu się melanistycznych chomików w Turyngii dopatrywał się „jednego z najlepszych przykładów powstawania współcześnie nowych gatunków w drodze mutacji". Wystąpienie Simrotha znalazło szerokie echo. W Polsce zajął się nim Stach (1919) na podstawie materiału czarnego chomika otrzymanego z okolicy Skałatu. W ZSRR Kirikow stwierdził wielką żywotność chomika czarnego w dorzeczu Kamy, a Gershersoni Polewoj tego samego dowiedli dla czarnego chomika występującego w okolicy Czernichowa w USSR (cyt. według Petscha, 1952). W Turyngii i w Saksonii, gdzie również znaleziono czarną mutację chomika, chomik ten wypiera wyraźnie i szybko chomika zwyczajnego. Pozostaje to w związku z faktem, że melanizm

* W bardzo sumiennej pracy Krawiecowej nie podano ogólnej ilości uprawnych roślin i dlatego liczby powyższej nie można było dokładniej określić.

okazał się cechą dominującą przy krzyżowaniu z chomikiem zwyczajnym. Według świadectwa P e t s c h a (1952) populacja melanistyczna chomika wynosi w obecnej chwili w Turyngii już około 15%.

Interesujące zagadnienie powstawania obecnie w różnych miejscowościach czarnego chomika nie wyczerpuje wcale skali zmienności jego cech w ogóle (por. S t a c h, l. c., str. 51—68). W poszukiwaniu przyczyn tej uderzającej zmienności, znanej przede wszystkim z obszaru Europy, S t a c h słusznie wskazał na dwie prawdopodobne jej przyczyny, a mianowicie na wpływ zmian klimatu oraz wpływ zmiany i obfitości pożywienia, jakie chomik znajduje łatwo w biotopach synantropijnych.

Wydaje się, że można by rozszerzyć to zagadnienie i postawić je analogicznie, jak to uczynił D a r w i n w stosunku do innych zwierząt, które ze stanu dzikiego przeszły w stan udomowienia. Chomik nie jest wprawdzie zwierzęciem udomowionym w takim stopniu, jak pies lub gołąb, niemniej nie jest on także w Europie środkowej i zachodniej zwierzęciem dzikim. Najlepiej chyba nazwać go można zwierzęciem na pół dzikim, lub półudomowionym, gdyż w części europejskiej swego ogólnego geograficznego zasięgu (dochodzącego po Jenisej w Azji) jest on zwierzęciem ściśle synantropijnym. „Organizmy udomowione — pisze Darwin (1868, str. 546) — podlegają łatwiej nieznacznym odchyleniom strukturalnym i monstrualnościom aniżeli gatunki, żyjące w warunkach naturalnych, a ponieważ gatunki o obszernych zasięgach geograficznych wykazują większą zmienność aniżeli gatunki o zasięgach małych, przeto możemy przyjąć, że zmienność zależy przede wszystkim od zmian w warunkach życia. Mamy też podstawę do przyjęcia, że bardzo pożywna strawa lub jej nadmiar, w stosunku do rzeczywistego jej zapotrzebowania przez organizm będący w ruchu, jest potężnym czynnikiem wzmagającym zmienność". D a r w i n mówił też wyraźnie (l. c., str. 556) o „doniosłych wynikach d ł u g i e g o działania również n i e ś w i a d o m e g o doboru". Chomik jako półdzikie, ściśle synantropijne zwierzę przez długi czas (co najmniej od neolitu) pozostawał i pozostaje ciągle jeszcze w Europie pod wpływem wskazanym przez D a r w i n a czynników wzmagających jego zmienność, a mianowicie długotrwałych zmian klimatycznych oraz stopniowo zmieniającego się i wzbogacającego się pożywienia, dostarczanego mu pośrednio przez człowieka. Jako uboczny, lecz ważny czynnik przyczyniający się do powstawania i utrzymywania się nowych cech w populacji chomika w Europie należy wymienić częstą izolację geograficzną jego biotopów. Utrzymuje się on przy życiu przez długie generacje w Europie tylko w szczególnie korzystnych dla niego siedliskach, często geograficznie odosobnionych. Z drugiej strony warto zaznaczyć, iż chomik nie jest

wszędzie ściśle osiadłym zwierzęciem, lecz że zdolny jest on, przynajmniej na wschodzie, do wykonywania masowych wędrówek. Świadczą o tym obserwacje C a l i n e s c u (1931) z Rumunii oraz obserwacje S e r e b r n i k o w a (1930) z obszarów zauralskich, gdzie biotopy chomika są bardzo rozmaite, gdyż występuje on tam obficie zarówno w stepie parkowym, jak i na brzegach wód (cyt. według P e t s c h a 1952, str. 20 i 28).

Problem zmienności ewolucyjnej morfologii, a zapewne także etologii chomika, postawiony będzie na pewniejszych podstawach, gdy oprzemy go nie tylko na współczesnych, lecz również fosylnych i subfosylnych biotopach i to, w miarę możności, na obszarze c a ł e g o zasięgu geograficznego tego zwierzęcia.

STRESZCZENIE

W miejscowości Mielnik nad Bugiem zostały znalezione subfosylne chodniki podziemne chomika (*Cricetus cricetus* L.). Są one położone na wzgórzu kredowym w górnej, 2—3 m grubej warstwie zwietrzałej kredy wieku senońskiego. W komorze spichrzowej znaleziono dobrze zachowane zapasy zimowe tego gryzonia w postaci licznych nasion (owoców), resztek liści i kory brzozowej. Na podstawie analizy florystycznej, zarówno makroskopowej, jak i mikroskopowej, stwierdzono obecność szczątków należących w sumie do 32 gatunków. Analiza pyłkowa wykazała, że w zbadanej próbce występuje pyłek, wśród którego przeważa pyłek traw (*Gramineae*). Obok drobnych ziarn pyłku traw dzikich reprezentowane są obficie trawy typu *Cerealia*. Najczęstszym jest pyłek pszenicy (*Triticum*), bardzo rzadki pyłek żyta (*Secale cereale*). Prawdopodobnie pszenica i proso (*Panicum miliaceum*) były głównymi roślinami jadalnymi, nagromadzonymi przez chomika.

Biorąc pod uwagę geograficzną przynależność poszczególnych gatunków roślin oraz ich znaczenie gospodarcze dla człowieka, można było zestawić spektrum geograficzno-roślinne znalezionych roślin. Na podstawie uderzającej przewagi w powyższym spektrum historycznie starych archeofitów oraz apofitów należy uznać wykopalisko w Mielniku za przedhistoryczne. Bliższe określenie jego wieku przedstawia trudności, zwłaszcza że nie można było, niestety, posłużyć się tu metodą C^{14}.

Obecność najstarszych zbóż, tj. *Panicum miliaceum* i *Triticum*, wskazuje na wiek wykopaliska nie starszy od neolitu i nie młodszy od okresu wczesnego żelaza (halsztatu). Obecność pojedynczych tylko ziarn pyłku żyta (*Secale cereale*) tłumaczy się — być może — tym, że żyto nie było jeszcze przed okresem halsztackim zbożem uprawianym, lecz rosło ono jedynie jako chwast na polach pszenicy.

Brak w analizie pyłkowej pyłku jodły (*Abies*) i świerka (*Picea*) przemawia za tym, że wykopalisko jest starsze od okresu, w którym jodła weszła nad Bug w okolice Mielnika posuwając się od południa (z Karpat). Nastąpiło to, jak wiadomo, dopiero po holoceńskim optimum termicznym, w czasie wyraźnego zwilgotnienia i ochłodzenia klimatu, czyli ok. 500—700 lat p.n.e. Był to zapewne ten sam czas odpowiadający Ry III Granlunda, który spowodował zatopienie osady przedhistorycznej w Biskupinie.

Za słusznością powyższego przypuszczenia przemawia fakt, że wzgórze kredowe, które w czasie życia tam chomika było suche, zostało dopiero później, tj. gdy chomik z niego ustąpił, pokryte warstwą 60 cm grubych osadów żwiru i piasku. Sedymenty te złożone wysoko (ok. 10—12 m ponad poziomem Bugu) mogły dostać się na to miejsce tylko w klimacie znacznie wilgotniejszym od klimatu neolitu.

W końcu autor rozpatrzył znaczenie wykorzystania dla archeologii analogicznych wykopalisk resztek komór spiżarnianych chomika w plejstocenie i holocenie. Wydaje się, że tego rodzaju badania przeprowadzone systematycznie w miejscach, gdzie chomik jako odwieczny towarzysz człowieka posiada dziś i posiadał dawniej korzystne warunki życia, mogą także rzucić światło na problemy związane ze zmiennością i ewolucją w zakresie morfologii i etologii tego zwierzęcia.

Instytut Botaniki PAN
w Krakowie

(Wpłynęło dn. 15.V.1956 r.)

SUMMARY

In the village Mielnik on the river Bug in Central Poland, subfossil underground galleries of the hamster (*Circetus circetus* L.) have been found. They are located in a chalk hill in its upper layer of decomposed Senonian chalk 2—3 m thick. One of the four cross-sections of the galleries (cf. Tab. I) represents a large store chamber in which well-preserved winter provisions of this rodent have been found. There are numerous seeds (or fruits), fragments of leaves, and birch bark. These plant remains form a sticky, compact and light substance, dark brown in colour, recalling peat in appearance. A part of the contents of the store chamber has been floristically examined by macro- and microscopic analysis. The presence of seeds and other remains of a total number of 32 species has been established. The list is submitted on page 108 of the text. The result of the pollen analysis is discussed on page 109. In the sample examined pollen of the grasses *(Gramineae)* predominate. Besides very small pollen grains of wild grasses, those of the grasses of the *Cerealia* type are abundantly represented. Wheat pollen *(Triticum)* occurs most frequently, that of corn (*Secale cereale*) very rarely. Most probably wheat (*Triticum*) and millet *(Panicum miliaceum)* were originally the chief edible plants stored by the hamster in its underground chamber, but during the winter almost all of them were eaten up by the animal, while the poisonous seeds of corn cockle *(Agrostemma githago)* were left untouched. This explains

the abundance of the seeds of these plant and their preservation in an untouched state.

If we consider the geographical distribution of the particular plant species and their economic importance to man the characteristic spectrum of the plants found in the hamster's store chamber may be submitted (p. 111).

The complete absence of cultivated plants and of weeds which have later arrived in Europe and the striking predominance of archaephytes and apophytes in the above-mentioned spectrum gives us the basis to accept the age of the subfosil plants from Mielnik as prehistoric.

A more accurate determination of its age meets with considerable difficulties, the more so as unfortunately the method C^{14} could not be applied. The presence of the historically oldest cereals, i. e. *Panicum miliaeceum* and *Triticum* indicates that the age of the discovery is not older than Neolithic and probably not younger than the Early Iron age. The presence of single pollen grains of rye *(Secale cereale)* may perhaps be explained by the fact that before the Hallstatt period rye was not cultivated, but only grew as a weed in the wheat fields. As no pollen of *Abies* or *Picea* was found in the pollen analysis, it is suggested that the subfosile plants are older than the period in which the fir, advancing northwards (from the Carpathians), reached the river Bug in the environs of Mielnik. This happened after the Holocene thermal optimum, at the time when the climate was becoming pronouncedly humid and cool. This period is connected with the transition from the bronze to the iron culture, which occured about 500—700 b. C., or about 2500—2700 years ago.

The fact that the chalk hill, which was dry when the hamster lived there, later became covered with a sedimentary layer of gravel and sand 60 cm thick favours the truth of this statement. These sediments, deposited high (about 10—12 m) above the level of the river Bug, could only have been brought to that place in a climate much more humid than that of the Neolithic age.

In the final part the author considers the importance for archaeology of similar descoveries of remains in hamster store chambers in the Pleistocene and Holocene. It seems that investigations of this kind, if carried out systematically in places where the hamster, man's companion for ages, possessed and still possesses favourable living conditions, might throw also some light upon the problems connected with the striking variability and evolution in the morphology and ethology of this animal.

LITERATURA

Burhartówna A., 1953, Rośliny uprawne w pradziejach Polski, Przegląd Archeologiczny 9 (2/3) Poznań.

Celiński F., 1954, Flora pontyjska w Mielniku nad Bugiem. Chrońmy przyrodę ojczystą, Kraków.

Darwin K., 1868, Das Varieren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Stuttgart.

Eisentraut M., 1928, Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters *(Cricetus cricetus* L.), Zeitschr. f. Säugetierkunde 3.

Hehn V., 1877, Culturpflanzen und Hausthiere etc., Berlin.

Jakimowicz R., 1923, Sprawozdanie z działalności państw. Konserwatora zab. przedhist. okręgu warszawskiego za r. 1923, Wiadomości Archeol. 9, Warszawa.

Jaroń B., 1938, Szczątki roślinne z wczesnego okresu żelaznego w Biskupinie, Poznań.

Jaroń B., 1938, Średniowieczne szczątki roślinne z wykopalisk w Gnieźnie, Bibl. Przedhist. 4, Poznań.

Kornaś J., 1952, Zespoły roślinne Jury Krakowskiej, Cz. I. Zespoły pól uprawnych, Acta Soc. Bot. Pol. 21.

Kornaś J., 1952, Zespoły roślinne Jury Krakowskiej, Cz. II. Zespoły ruderalne, Acta Soc. Bot. Pol. 21 (4), Warszawa.

Kostrzewski J., 1949, Kultura prapolska, Poznań.

Kozłowska A., 1956, Rola roślin uprawnych w historycznym rozwoju kultury materialnej Polski. Rozdział w dziale pt. Szata roślinna Polski (w druku).

Krawiecowa A., 1951, Analiza geograficzna flory synantropijnej miasta Poznania, Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Wydz. Mat.-przyr. Prace Kom. Biol. 13 (1), Poznań.

Matlakówna M., 1925, Średniowieczne szczątki roślinne ze Żmudzi oraz niektóre zagadnienia pochodzenia zbóż, Acta Soc. Bot. Pol. 3 (2), Warszawa.

Matlakówna M., 1929, Dalsze badania nad zbożem średniowiecznym z Litwy. Acta Soc. Bot. Pol. 6 (4), Warszawa.

Maurizio A., 1926, Pożywienie roślinne i rolnictwo w rozwoju dziejowym, Warszawa.

Nehring A., 1890, Ueber Tundren und Steppen der Jetzt — und Vorzeit, Berlin.

Natolicky F., 1931, Unser Wissen von den alten Kulturpflanzen Mitteleuropas. Ber. d. Römisch-german. Kommision 22.

Neuweiler E., 1905, Die prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas.

Nosek St., 1946, Słowianie w pradziejach Ziem Polskich, Kraków.

Nowiński M., 1955, Problem chwastów i ich zwalczanie w oparciu o nauki biologiczne, Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Wydz. Mat.-przyr., Prace Kom. Biolog. 18 (1). Poznań.

Petsch H., 1949, Der vegetabilische und animalische Nahrungsbereich des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) Anzeig. f. Schädlingskunde 22.

Petsch H., 1952, Der Hamster, Die neue Brehm-Bücherei, Leipzig.

Preuss H., 1930, Apophyten und Archeophyten in der nordwestdeutschen Flora. Fedde Raport. Beih. 61, Dahlem-Berlin.

Prószyński M., 1952, Spostrzeżenia geologiczne z dorzecza Bugu, P. I. G. Biuletyn 65, Warszawa.

Skuratowicz W., 1954, Szkodliwe gryzonie i ich zwalczanie, PWRL, Warszawa.

Stach J., 1919, O czarnej odmianie chomika (*Cricetus cricetus* L.) m. niger etc., Rozpr. Wydz. Mat.-przyr. PAU t. 59, Ser. B. Kraków.

Swederski W., 1926, Chwasty z wykopalisk archeologicznych na Żmudzi i w Małopolsce, Acta Soc. Bot. Pol. 3 (2), Warszawa.

Szmit Z., 1929, Badania osadnictwa epoki kamiennej na Podlasiu, Wiadomości Archeologiczne 10, Warszawa.

Thellung A., 1918, Zur Terminologie der Adventiv — und Ruderalflora, Allg. Bot. Zeitschrift 24.

Thellung A., 1930, Die Entstehung der Kulturpflanzen, Naturwiss. und Landwirtschaft 16, München.

Werth E., 1934, Der gegenwärtige Stand der Hamsterfrage in Deutschland, Arb. Biol. Reichsanst. f. Land. und Forstwirt. 21.

Winogradow B. S. i Gromow J. M., 1952, Gryzonie fauny ZSRR, Wydawnictwo Akad. Nauk. ZSRR. Po rosyjsku, Moskwa-Leningrąd.

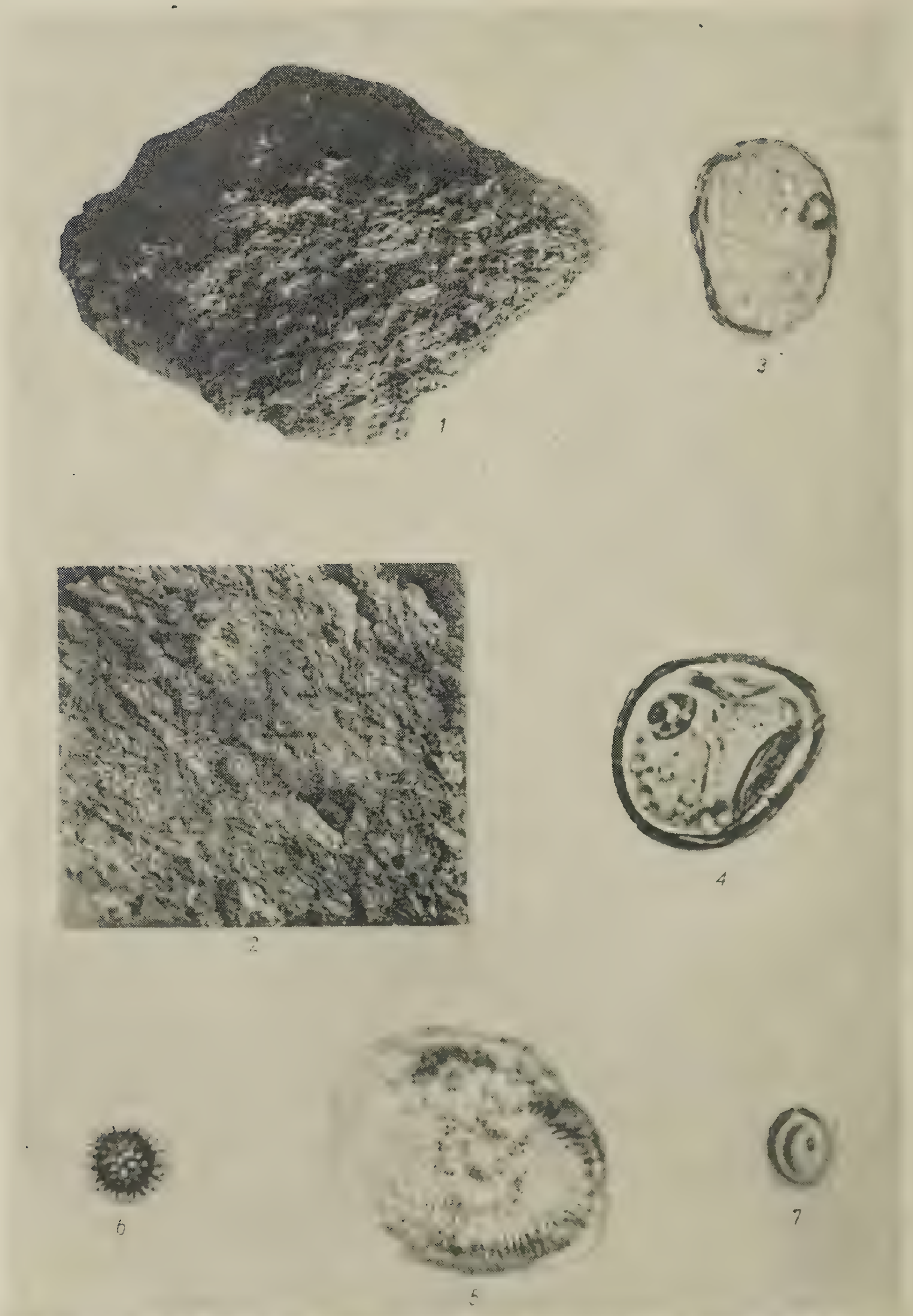


1



2

Odkrywka kredy piszącej w kamieniołomie w Mielniku nad Bugiem. 1. Pod warstwą piasków i żwirów *(A)* leży do 3 m gruba warstwa zwietrzałej kredy *(B)*, niżej niezwietrzała kreda skalista *(C)*. W warstwie kredy zwietrzałej widoczne są w przekrojach wypełnione materiałem humusowym chodniki chomika (*Cricetus cricetus* L.): *a* — lejkowaty otwór wpadowy zatkany kredą, *b* — część chodnika wpadowego, *c* — chodnik w przekroju poprzecznym, *d* — komora spichrzowa, *2.* Komora spichrzowa położona głęboko, na granicy kredy zwietrzałej i skalistej; na prawo część chodnika łącznikowego



1. Odłamek storfiałej zawartości komory spichrzowej, złożony głównie z nasion. 2. Część zawartości nieco powiększona; widoczne nasiona kąkolu, 3. Pyłek żyta *(Secale cereale)* pow. 350 razy. 4. Pyłek pszenicy *(Triticum sp.)* pow. 570 razy. 5. Pyłek powoju (*Convolvulus sp.*) pow. 630 razy, 6. Zarodnik rodzaju *Tilletia*, pow. 530 razy, 7. Zarodnik rodzaju *Entyloma*, pow. 1500 razy

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Die qualitative Alkaloidzusammensetzung der Lupine im Lichte chromatographischer Untersuchungen

M. WIEWIÓROWSKI und M. D. BRATEK

DIE VORAUSSETZUNGEN DER ARBEIT

Eine ausführliche Zusammenfassung der bisherigen Errungenschaften auf dem Gebiete der Chemie und Physiologie der Lupinenalkaloide finden wir in den Arbeiten von T. A. Henry (1950), F. Galinovsky (1952) und N. J. Leonard (1953).

In Folge der bisherigen Arbeiten wurden aus verschiedenen wilden und anbaufähigen Lupinenarten ca. 17 Alkaloide isoliert und ihre Eigenschaften beschrieben. Die Konstitution einiger Alkaloide wurde festgestellt und durch Synthese bewiesen. In den anbaufähigen und in Polen

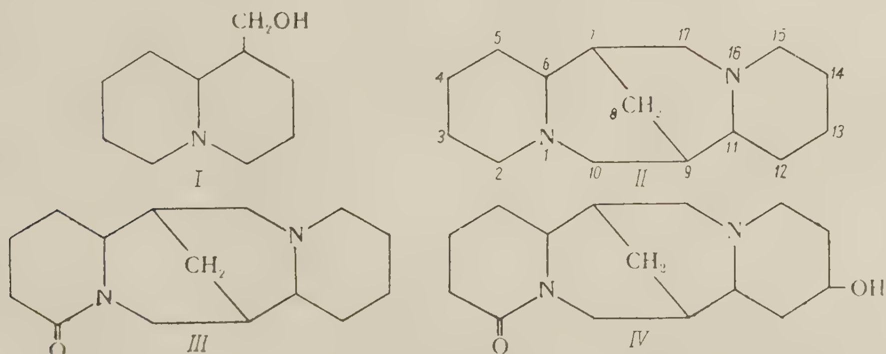


Abb. 1. I — Lupinin, II — Spartein, III — Lupanin, IV — Hydroxylupanin.

angebauten Lupinenarten wurden bisher 4 Alkaloide festgestellt. In der gelben Lupine wurde Lupinin (I) und Spartein (II) und in der weissen und schmalblättrigen — Lupanin (III) und Hydroxylupanin (IV) nachgewiesen.

Die erste Voraussetzung unserer Arbeit war eine Untersuchung, ob in den genannten Lupinenarten ausschliesslich nur die 4 Alkaloide anwe-

send sind — und weiter, ob während der von S. Barbacki (1952) geleiteten Züchtungsarbeiten, die eine Herabsetzung des Alkaloidgehaltes in den Lupinen zum Ziele haben, — sich nur die Menge der 4 Alkaloide ändert, oder ob sich etwa auch die qualitative Alkaloidzusammensetzung ändert.

Wir nahmen uns vor, die gesetzte Aufgabe mit Hilfe der chromatographischen Analyse zu lösen. Die chromatographische Methode wählten wir deshalb, weil uns keine Arbeit bekannt ist, die die chromatographische Analyse der Lupinenalkaloide betrifft, — und auch deshalb, weil uns die bisherigen Bestimmungsmethoden und Trennungsverfahren der Lupinenalkaloide zu wenig genau und zu brutal (Destillation bei verringertem Druck und einer Temperatur von 180° bis 240°C) vorkamen.

DIE ANWENDUNG DER PAPIERCHROMATOGRAPHIE ZUR QUALITATIVEN ANALYSE DER LUPINEN-ALKALOIDE

Anfangs führten wir unsere Versuche in Anlehnung an die Arbeiten von R. Munier, M. Macheboeuf (1949, 1952) und Mitarbeitern aus, die in den Jahren 1949 bis 1952 veröffentlicht wurden und die Papierchromatographie der Alkaloide und anderer biologischer Basen behandeln. Unsere ersten Versuche waren grossen Schwierigkeiten ausgesetzt, die hauptsächlich darauf beruhten, dass wir nicht über reine Präparate der in der Lupine vorkommenden Alkaloide verfügten. Wir waren lediglich im Besitz des leicht zugänglichen Sparteinsulfats und mit Hilfe dieses Salzes, und besonders mit Hilfe von Rohextrakten der aus der schmalblättrigen Lupine abgesonderten Alkaloide — arbeiteten wir an der Auswahl der Technik, der Lösungsmittelgemische und Entwicklungsreagentien.

A. DIE CHROMATOGRAPHISCHE TECHNIK

Aus der Vielzahl der chromatographischen Arbeitsmethoden wandten wir das für unsere Zwecke am besten geeignete Verfahren an. Als solches zeigte sich die Ringtechnik nach Rutter (1948), — modifiziert von A. Seifer und O. Oreskes (1953) sowie von M. Wiewiórowski (unveröff.). Am häufigsten wenden wir Rundfilter (Ø 11 cm) an, die eine parallel zur Papierfaserrichtung ausgeschnittene „Zunge" (4 × 40 mm) besitzen. Auf diese Chromatogramme bringen wir eine Lösung auf den Mittelpunkt, oder, wenn nach der Technik von K. V. Giri und N. A. N. Rao (1952) gearbeitet wird, maximal 7 Lösungen. Weitere Einzelheiten über die angewandte chromatographische Technik beschreiben wir im experimentellen Teil dieser Arbeit.

B. DIE ZUM ENTWICKELN ANGEWANDTEN LÖSUNGSMITTELGEMISCHE

Verhältnismässig leicht konnten wir die Zusammensetzung der Lösungsmittelgemische feststellen, die eine deutliche Trennung des Lupanins, Sparteins und Hydroxylupanins erlaubten. Das erste von uns angewandte Lösungsmittelgemisch war die von R. Munier und Mitarbeitern (1949—52) angegebene Mischung: n-Butanol — Essigsäure mit Wasser gesättigt. Diese Mischung war jedoch ungeignet weil ihre Zusammensetzung wegen Esterbildung dauernd Aenderungen unterlag, die auf die Trennwirkung grundsätzlichen Einfluss hatten. Unter Berücksichtigung dieser Tatsache, als viel brauchbarer zeigte sich die ebenfalls von R. Munier und Mitarbeitern (1949—1952) vorgeschlagene Mischung in der statt Essigsäure Salzsäure zur Anwendung kam. Diese Mischung, obwohl viel haltbarer als die vorher erwähnte, besass jedoch ebenfalls Unzulänglichkeiten — wobei die Entmischung (phénomène de démixion) während des Entwicklungsprozesses als besonders störend bemerkt wurde. Eine mit 0,5 m-Kaliumchlorid ausgeführte Impregnation des Filtrierpapiers bewirkte zwar eine bedeutende Einschränkung der Entmischung — konnte jedoch diese nicht völlig beseitigen. Als besonders geeignetes Lösungsmittel fanden wir n-Butanol mit Wasser gesättigt, dessen Vorteile man in folgenden Punkten zusammenfassen kann:

1. Der Verbrauch an Lösungsmittel ist minimal — er beträgt nur soviel, wie für das Entwickeln eines Chromatogramms benötigt wird. Der Ueberschuss an Lösungsmittel, der nach dem Entwickeln eines Chromatogramms zurückbleibt, kann nach wiederholtem Ausschütteln mit Wasser unmittelbar weiter angewendet werden.

2. Die Zusammensetzung des Lösungsmittels ist relativ konstant (sie hängt lediglich von der Temperatur und nicht von einer fortschreitenden Esterbildung ab).

3. Das Filtrierpapier muss nicht mit Kaliumchlorid impregniert werden, da eine Aufteilung des Lösungsmittels nicht stattfindet.

4. Die Trennung der Alkaloide ist sehr deutlich — es muss jedoch zwei oder dreimal entwickelt werden.

Auf Grund dieser Vorteile wandten wir in unserer Arbeit hauptsächlich wassergesättigten n-Butanol an.

Das in letzter Zeit von H. Thies und F. W. Reuther (1954) beschriebene Lösungsmittelgemisch, welches zur Trennung des Papaverins und Narkotins dient, besitzt für unsere Zwecke keine besonderen Eigenschaften. Riesige Schwierigkeiten hatten wir bei der Auswahl eines geeigneten Lösungsmittelgemisches zur Trennung des Lupanins vom Lupinin zu überwinden. Es ist eine seltsame und besonderer Berücksichtigung werte Erscheinung, dass die vierringigen Lupinenalkaloide von sehr

ähnlicher Konstitution: „Lupanin, Spartein und Hydroxylupanin" (siehe Abb. 1) — ohne weiteres chromatographisch getrennt werden können — während sich das zweiringige Lupinin nur unter Anwendung besonderer Lösungsmittelgemische (uns sind nur 2 bekannt) vom vierringigen Lupanin chromatographisch trennen lässt.



Abb. 2. Lösungsmittelsystem: wassergesättigter n-Butanol (zweimal entwickelt); Entwicklungsreagens. Reagens mit Phosphormolybdänsäure nach P. H. List B. Spartein-hydrochlorid, C. Hydroxylupanin-hydrochlorid, D. Lupanin-hydrochlorid, E. Lupinin-hydrochlorid, A und F. Mischung von Hydrochloriden aller oben genannten vier Basen.

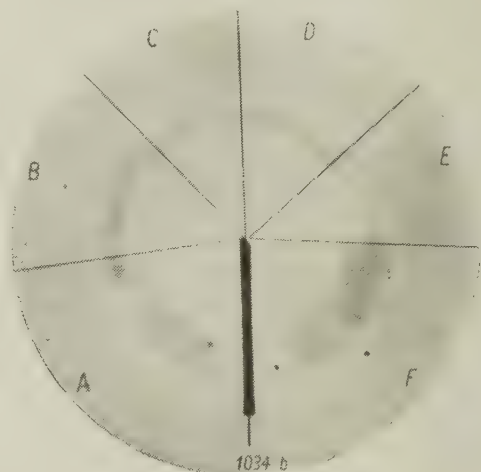


Abb. 3. Lösungsmittelsystem: 4-m-Ammoniumsulfatlösung mit Aethanol (15 : 1 v : v) (einmal entwickelt), Entwicklungsreagens: Modifiziertes Dragendorff-Reagens, B. Spartein-hydrochlorid, C. Hydroxylupanin-hydrochlorid, B. Lupanin-hydrochlorid, E. Lupinin-hydrochlorid, A und F. Mischung aller vier oben genannten Basen.

Eines dieser Lösungsmittelgemische besteht aus: Essigsäureäthylester, tert.-Butanol und Wasser. Die Mischung erlaubt eine Trennung aller vier genannten Alkaloide — sie ist jedoch schwer regenerierbar und weist nur kleine Unterschiede in den erhaltenen Rf-Werten auf. Die letztere Erscheinung war der Grund dafür, dass die Mischung nur beschränkt Anwendung fand. Lediglich in Lösungen von ausgeglichener Alkaloidzusammensetzung konnten befriedigende Ergebnisse gefunden werden. Pflanzenextrakte weisen jedoch fast nie eine solche Alkaloidzusammensetzung auf.

Das zweite uns bekannte Lösungsmittel, das die Trennung des Lupinins vom Lupanin ermöglicht, ist eine 4 m-Ammoniumsulfatlösung. Dieses Lösungsmittel trennt deutlich Lupinin vom Lupanin — versagt jedoch bei der Trennung des Lupinins vom Spartein und ebenfalls bei der Trennung des Lupanins vom Hydroxylupanin.

A. Resplondy (1955), der dieses Lösungsmittel zur Trennung bestimmter Alkaloide und Aminosäuren benutzte, stellte fest, dass konstitutionsähnliche Substanzen auf Chromatogrammen ähnliche — oder gar gleiche Plätze einnehmen, und zog daraus den Schluss, dass Ammoniumsulfatlösung eine grosse Bedeutung bei der Ermittlung der Konstitution unbekannter Verbindungen haben könnte. Unsere Feststellung, dass Lupinin und Spartein — also Verbindungen verschiedener Konstitution — auf Chromatogrammen die gleiche Stelle einnehmen, widerspricht der empirischen Hypothese von R. Resplondy (1955). Es sei denn, dass das Vorkommen des Lupinins in zweimolekularer Verbindung annehmbar wäre, was schon O. Achmatowicz und W. Rodewald (1955) im Falle von Annotoxin bemerkten. Das merkwürdige Verhalten des Lupinins auf Chromatogrammen ist Gegenstand besonderer Untersuchungen, über die wir an anderer Stelle berichten wollen. Das zuletzt erwähnte Lösungsmittel ist — obwohl es keine deutliche Trennung gibt — für unseren Zweck sehr wertvoll (Abb. 3). Nach seiner Anwendung und zusätzlicher Anwendung von wassergesättigtem n-Butanol hatten wir nämlich die Möglichkeit, mit Hilfe zweier verschiedener Chromatogramme, alle vier uns interessierenden Alkaloide zu trennen (Abb. 2 u. 3).

C. TRENNUNG DER FREIEN ALKALOID-BASEN UND IHRER SALZE

Eine Reihe von Einführungsversuchen waren, unter anderem, der Form, in welcher die Alkaloide auf das Filtrierpapier zu bringen wären, gewidmet. Es handelte sich hier hauptsächlich darum, ob freie Alkaloidbasen oder ihre Salze zur Anwendung kommen sollten. Es konnte festgestellt werden, dass man bei Anwendung der Hydrochloride des Lupanins, Hydroxylupanins und Lupinins etwas markantere Ringe erhält — im Grunde genommen war es jedoch gleich, ob freie Alkaloidbasen oder ihre Salze aufgetragen wurden. Anders verhält sich jedoch das Spartein, welches, in Abhängigkeit von der Form (freie Base — Salz) und dem pH-Wert der Entwicklungsmischung, verschiedene Rf-Werte aufweist und sich unter Umständen sogar in zwei Ringe aufteilen kann (Abb. 4).

Ein solches Verhalten des Sparteins stimmt mit den Ansichten von R. Munier und Mitarb. (1940—1952) sowie A. P. Burma (1954) überein, die ein solches Phänomen bei einigen Alkaloiden feststellen konnten. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich dadurch bedingt, dass die gleiche Substanz drei verschiedene Stellen des Chromatogramms einnehmen kann — als freie Base, als dissoziiertes Salz und als undissoziiertes Salz. Die erwähnte Anormalität findet nicht statt, wenn wir das Spartein in Form ihres Hydrochlorids auf das Filterpapier bringen und neutrale oder saure Lösungsmittel zum Entwickeln anwenden. Zufällig stellten wir je-

doch fest, dass sogar bei der zuletzt erwähnten Arbeitsweise einige Störungen auftreten können, die in Form zwei verschiedener Ringe in Erscheinung treten. Dieses Verhalten wurde von uns immer dann bemerkt, wenn die Luft des Arbeitsraumes zufällig Dämpfe einer flüchtigen Base — wie Ammoniak oder sogar der sehr schwachen Base, Pyridin — enthielt.

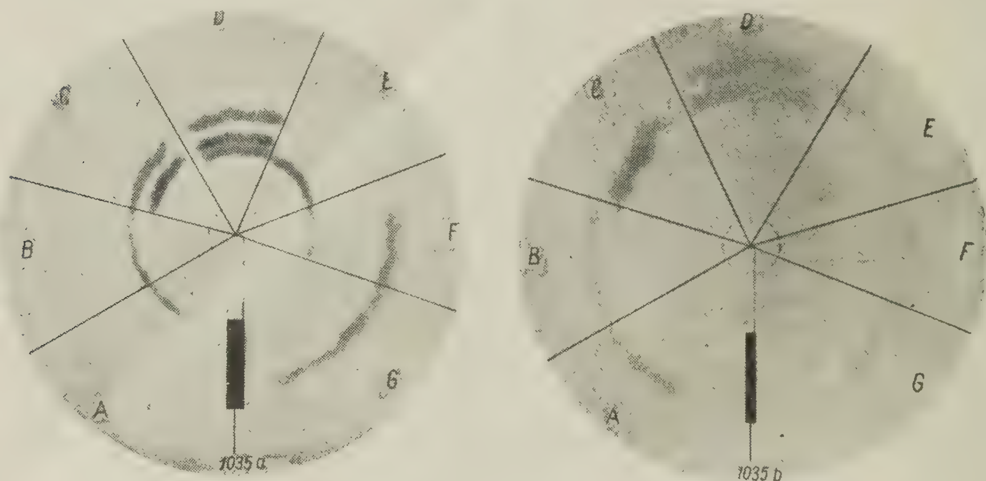


Abb. 4. Auf beide Rundfilter wurden die gleichen Lösungen gebracht, nämlich: A. Lupanin-(Base); B. Lupanin-hydrochlorid; C. Hydroxylupanin- und Lupanin-Base; E. Spartein-hydrochlorid; F. Spartein-acetat; G. Spartein-(Base); D. Mischung von Hydrochloriden aller oben genannten Basen.
Das Chromatogramm 1035a wurden zweimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und die Alkaloide mit dem Phosphormolybdänsäure — Reagens nach P. H. List sichtbar gemacht. Das Chromatogramm 1035b wurde einmal mit 4-m-Ammoniumsulfatlösung — Aethanol (15 : 1 v : v) entwickelt und die Alkaloide mit Dragendorff-Reagens sichtbar gemacht

Je nach der Konzentration der alkalischen Dämpfe der Luft, erfährt ein grösserer oder kleinerer Teil des Sparteinhydrochlorids eine Umsetzung in freie Base, welche nach Entwickeln des Chromatogramms an einer anderen Stelle als das ursprüngliche Hydrochlorid erscheint. Um derartige Störungen zu beseitigen, tragen wir auf den Punkt auf den wir die Lösung des Alkaloidhydrochlorids brachten noch zusätzlich eine „Oese" 0,5 n-Salzsäure auf.

D. DIE ENTWICKLUNGSREAGENTIEN

Für qualitative Zwecke eignet sich am besten das von R. Munier und Mitarb. (1949, 1951, 1952) modifizierte Dragendorff-Reagens. Von ungefär gleicher Empfindlichkeit sind das Reagens mit Thaliumacetat (R. Munier u. Mitarb. 1949, 1951, 1952) und das Reagens mit Phosphor-Molybdänsäure (P. H. List 1954). Die erwähnten Reagentien weisen grosse Empfindlichkeit gegenüber Lupinenalkaloiden auf, so konn-

te z. B. ein Fleck Ø 2 mm, der 0,001 µg. Spartein enthielt, gefärbt werden. Eine grosse Unzulänglichkeit aller genannten Reagentien ist jedoch der Empfindlichkeitsunterschied in Bezug auf verschiedene Alkaloide.

Zusätzlich stellten wir fest, dass mit Dragendorff-Reagens getränktes Filtrierpapier als gut haltbares Indicatorpapier für wässrige Alkaloidlösungen Anwendung finden kann. Dieses Indicatorpapier nannten wir Dragendorff-Papier. Ein Tropfen wässriger Alkaloidlösung, auf das Dragendorff-Papier gebracht, bildet einen runden Fleck oder Ring, der rosa bis rot gefärbt ist.

DIE AUSWAHL DES VERFAHRENS ZUR EXTRAKTION DER ALKALOIDE AUS PFLANZENMATERIAL

Nach Bearbeitung eines entsprechenden chromatographischen Verfahrens begannen wir mit der Analyse der Lupinensamen. In unserer Arbeit beschäftigen wir uns ausschliesslich mit Lupinensamen und besonders mit Samen der schmalblättrigen und weissen Lupine. Vor Beginn der eigentlichen Analyse der Lupinenalkaloide musste ein Extraktionsverfahren ausgewählt werden.

Die Literatur beschreibt zwei Typen von Extraktionsverfahren der Lupinenalkaloide, die Alkoholextraktion (neutrale oder saure) und die alkalische Chloroformextraktion (oder Chloroform-Aetherextraktion). Anfangs arbeiteten wir nach der Alkoholextraktion von P. Bellet (1950) und F. Galinovsky (1951). Die aus gleichem Pflanzenmaterial erhaltenen Rohextrakte wiesen auf Chromatogrammen ausser Lupanin und Hydroxylupanin noch 3 bis 4 Substanzen auf, die ebenfalls mit dem Dragendorff-Reagens reagierten. Die Chromatogramme mit der von F. Galinovsky beschriebenen Methode erhaltenen Rohextrakte unterschieden sich jedoch deutlich von denen mit Extrakten nach P. Bellet. Eine genaue Untersuchung der beiden Extraktionsverfahren zeigte, dass in den einzelnen Arbeitsabschnitten gewisse Verluste von verschiedener Quantität und Qualität an Alkaloidsubstanz vorkommen. Daraufhin beschlossen wir, die von Z. Wierzchowski und L. Obuchowska (1952) zur quantitativen Analyse der Lupinenalkaloide vorgeschlagene alkalische Extraktion zu versuchen. Einführende Untersuchungen der Methode bewiesen, dass das Verfahren der Autoren, nämlich die gemahlenen Lupinensamen nach Alkalisierung mit einem wasserbindenden Mittel zu trocknen (Alabastergips), richtig sind.

Genauere Untersuchungen zeigten jedoch, dass ein einmaliges Ausschütteln des vorbereiteten Materials mit Aether-Chloroformmischung — so, wie es die Autoren vorschlagen — nicht zu einer quantitativen Alkaloidextraktion führt. Das Verfahren von Z. Wierzchowski u. Mitarb.

(1952) wurde von uns mit der Abänderung nach E. Graf (1952) ergänzt — das alkalisierte, und mit Gips getrocknete Lupinenmehl wurde in Chromatographieröhrchen gebracht (Ø 1,5; h 25 cm) und die Alkaloide mit Chloroform ausgewaschen. Im Laufe weiterer Arbeiten ersetzten wir den von Z. Wierzchowski vorgeschlagenen Alaba-

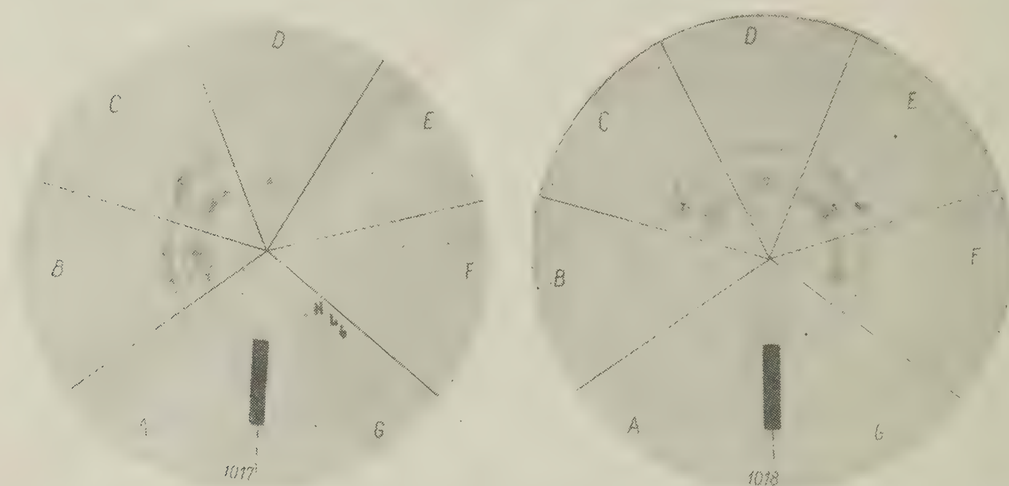


Abb. 5. Beide Chromatogramme wurden zweimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und die Substanzen mit Dragendorff-Reagens gefärbt. Auf beide Chromatogramme wurde in Position A und G eine Vergleichslösung aufgetragen, die aus Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), Lupanins (L), und des „Alkaloids" n_6 (6) bestand. Auf die übrigbleibenden Plätze wurden Alkaloidextrakte aus schmalblättriger (blau,-bitter) Lupine aufgetragen. Proben von 1 g gemahlener Lupinensamen wurden mit gesättigter Natriumcarbonatlösung alkalisiert und mit verschiedenen Mengen trockenem Natriumcarbonat getrocknet. Für Probe B wurde ein g Natriumcarbonat zum Trocknen angewendet, für Probe C — 1,5 g, für Probe D — 2 g, für Probe E — 2,5 g und für Probe F 3 g. Die so vorbereiteten Proben wurden erst gründlich mit Chloroform (— Chromatogramm 1017), und dann mit 10% Methanol in Chloroform (Chromatogramm 1018) extrahiert

ster-Gips durch wasserfreies Natriumsulfat. Wir nahmen an, dass unsere Arbeitsweise fehlerfrei ist, und zu einer fast restlosen Extraktion der Alkaloide aus den Lupinensamen führt.

Die in der Zwischenzeit veröffentlichte Arbeit von J. Reiffer und M. Możejko (1954) veranlasste uns, sich nochmals mit dem Extraktionsverfahren zu befassen. Die genannten Autoren widmen in ihrer Arbeit über die qualitative Alkaloidbestimmung in der Lupine der Alkaloidextraktion sehr viel Aufmerksamkeit. Nach unseren Untersuchungen führt das von I. Reifer und M. Możejko angegebene Extraktionsverfahren nicht zu einer quantitativen Alkaloidisolierung. Nähere diesbezügliche Bemerkungen bringen wir in einer Arbeit, die der quantitativen Analyse der Lupinenalkaloide gewidmet sein soll. Die Autoren unterstreichen jedoch mit Recht die Schwierigkeiten, die bei der Extrak-

tion der Lupinenalkaloide auftreten und durch vortreffliche Lössbarkeit der Alkaloide in Wasser (ausser Spartein) sowie in organischen Lösungsmitteln bedingt sind. Während weiterer Extraktion und Reinigung der Lupinenalkaloide bemerkten wir, dass die für die Trocknung des Lupinenmehlmacerats angewandten Trockenmittel einen grossen Teil der Alkaloide festhalten und somit ihre völlige Extraktion mit Chloroform oder Aether-Chloroformmischung unmöglich machten. Dieses betrifft sowohl den Gips, wie das wasserfreie Natriumcarbonat und ebenfalls das von uns (1956) angewandte Natriumsulfat.

Das mit Natriumcarbonatlösung (oder Natriumlauge) alkalisierte Lupinenmehl enthält nach Trocknung mit einem der 3 oben genannten Trockenmittel und Extraktion mit Chloroform weiterhin noch grosse Mengen Alkaloide — ja sogar noch dann, wenn wir eine zehnfache Menge des vorgeschriebenen Chloroforms anwandten. Dieses bezieht sich ebenso auf Extraktion durch Ausschütteln, sowie auf Auswaschen der Alkaloide aus der Chromatographiesäule. Eine nach ausführlicher Chloroformextraktion folgende Extraktion mit Methanol oder mit Methanol-Chloroformmischung ergibt weitere Alkaloidfraktionen, die eine ähnliche qualitative Alkaloidzusammensetzung wie die Chloroformfraktionen aufweisen. Eine schätzungsweise Bewertung der Chromatogramme berechtigt uns zu der Annahme, dass je mehr Natriumcarbonat zum Trocknen des Lupinenmehls angewendet wird, um so weniger Alkaloide eluiert werden. Das Chromatogramm auf Abb. 5 zeigt uns diesen Zusammenhang.

Da der Methanol-Chloroformextrakt (erhalten nach ausführlicher Extraktion mit reinem Chloroform) ausser Alkaloiden auch eine Menge Lipide enthält, die in Methanol löslich sind, nahmen wir anfangs an, dass diese eine völlige Extraktion der Alkaloide unmöglich machen indem sie die Alkaloide okkludieren und somit das Chloroform nicht hinzulassen. Um diese Hypothese zu überprüfen führten wir mit der bitteren, weissen, schmalblättrigen und mit der gelben Lupine folgende Versuche aus:

Die gemahlenen Lupinensamen wurden teilweise mit wasserfreiem Aceton durch mehrmaliges Ausschütteln entfettet, mit Natriumcarbonatlösung alkalisiert und mit wasserfreiem Natriumcarbonat getrocknet. Nachher wurden sie in Erlenmeyer-Kolben gebracht und nacheinander mit folgenden Lösungsmitteln ausführlich extrahiert: 1) Petroläther, 2) Cyclohexan, 3) Chloroform, 4) 10% Methanollösung in Chloroform. Die Chromatogramme auf Abb. 6 stellen die Alkaloidzusammensetzung der einzelnen Fraktionen dar, wobei die Alkaloide, die bei der Entfettung in Lösung gegangen sind, ebenfalls angeführt wurden.

Aus diesen Chromatogrammen ist ersichtlich, dass die Hypothese, die ein Zurückhalten der Alkaloide durch anwesende Lipide annimmt, falsch

ist. Unter vielen, von uns untersuchten Trockenmitteln, besass Kieselgur die besten Eigenschaften. Nach Trocknen mit Kieselgur konnten wir nämlich die Gesamtmenge an Alkaloiden mit reinem Chloroform extrahieren. Bei Anwendung von Kieselgur zur Extraktion der schmalblättrigen Lupine stellten wir fest, dass auch eine fast quantitative Trennung des Lupanins und des „Alkaloids" n_3 vom Hydroxylupanin und dem „Alkaloid" n_6 möglich ist. Dieses Verhalten beobachteten wir, wenn wir

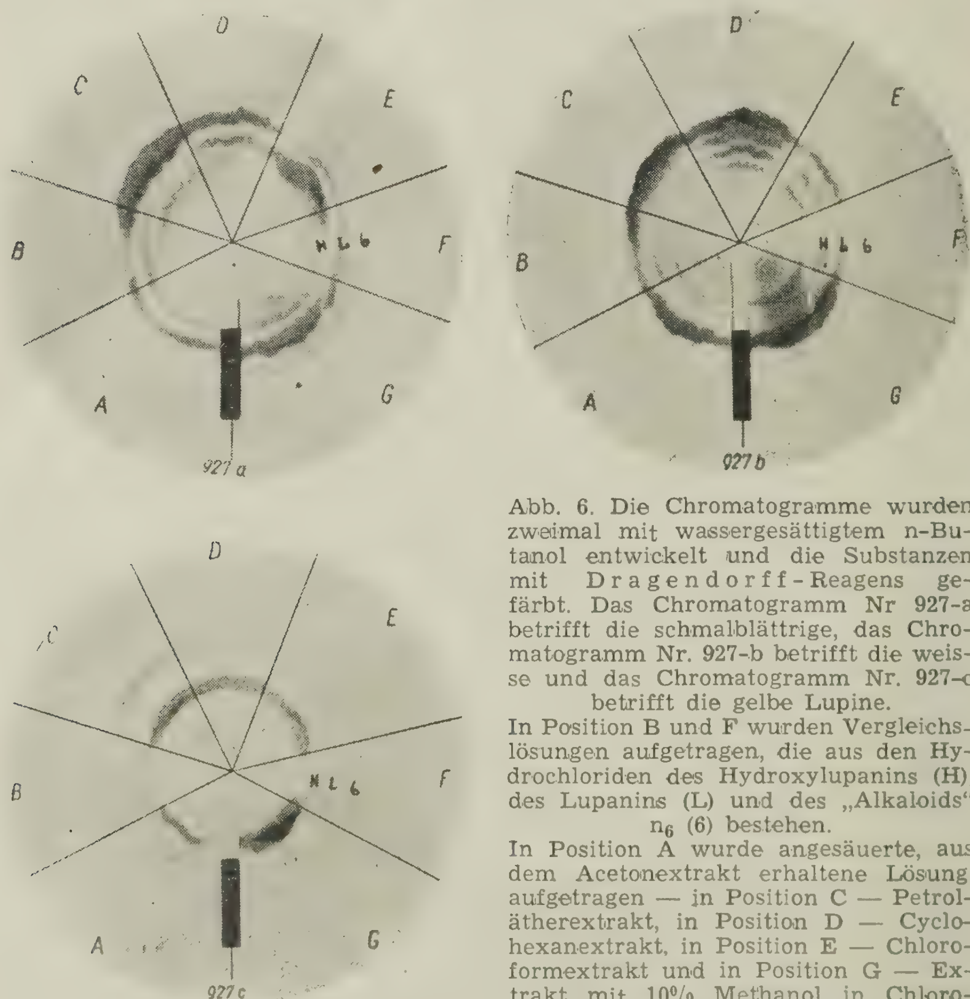


Abb. 6. Die Chromatogramme wurden zweimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und die Substanzen mit Dragendorff-Reagens gefärbt. Das Chromatogramm Nr 927-a betrifft die schmalblättrige, das Chromatogramm Nr. 927-b betrifft die weisse und das Chromatogramm Nr. 927-c betrifft die gelbe Lupine.
In Position B und F wurden Vergleichslösungen aufgetragen, die aus den Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), des Lupanins (L) und des „Alkaloids" n_6 (6) bestehen.
In Position A wurde angesäuerte, aus dem Acetonextrakt erhaltene Lösung, aufgetragen — in Position C — Petrolätherextrakt, in Position D — Cyclohexanextrakt, in Position E — Chloroformextrakt und in Position G — Extrakt mit 10% Methanol in Chloroform.

das alkalisierte und mit Kieselgur getrocknete Lupinenmehl in Chromatographieröhrchen brachten und die Alkaloide mit Petroläther (Siedep. 35° bis 60°C) und nachher mit Chloroform ausführlich extrahierten. Der Petrolätherextrakt enthielt Lupanin und das „Alkaloid" n_6, während der Chloroformextrakt Hydroxylupanin und das „Alkaloid" n_6 aufwies.

Die Chromatogramme auf Abb. 7 stellen die fraktionierte Auswaschung der Alkaloide aus Lupinenmehl dar.

Aehnliche Eigenschaften wie Kieselgur besitzt auch Calciumsilicat. Während dem Suchen nach einem geeigneten Trockenmittel bemerkten wir, dass die Fuller-Erde stark adsorbierende Eigenschaften in Bezug auf die Lupinenalkaloide besitzt. Eine langdauernde Extraktion des alkalisierten und mit Fuller-Erde getrockneten Lupinenmehls führte zu keiner bemerkenswerteren Isolierung der Alkaloide. Im Laufe der Untersuchungen über die Extraktionsverfahren der Lupinenalkaloide beschäftigten wir uns ebenfalls mit dem Vergleich verschiedener zur Alkalisierung der Lupinenmehle dienenden Reagentien. Wir untersuchten Natriumlauge verschiedener Konzentration, gesättigte Natriumcarbonatlösung und Ammoniaklösung. Das beste Alkalisierungsmittel ist Ammoniaklösung — bei ihrer Anwendung erhielten wir Chromatogramme, die schätzungsweise die grösste Alkaloidmenge aufwiesen. Das Aufnehmen, der nach Abdestillieren des Chloroforms zurückbleibenden Alkaloide in angesäuertes Wasser, ist ebenfalls am einfachsten und die auf diese Weise erhaltenen Extrakte sind von grosser Reinheit.

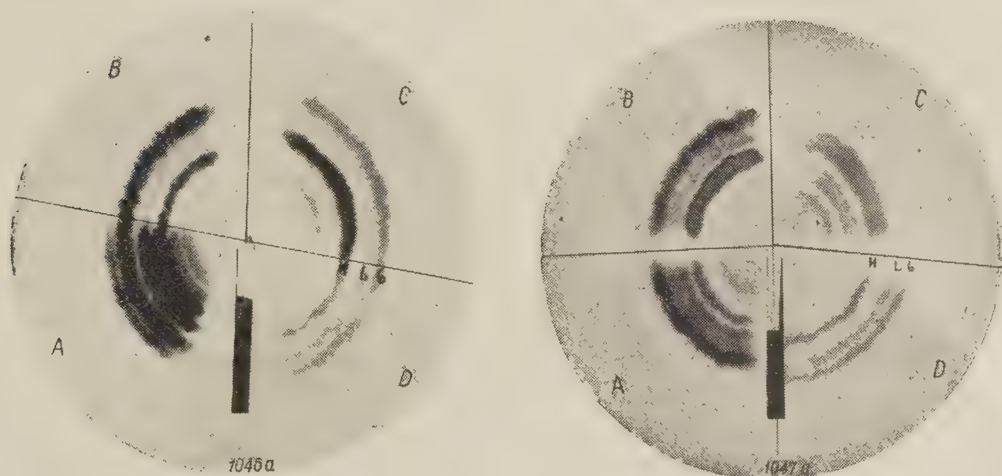


Abb. 7. Die Chromatogramme wurden dreimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und mit dem Phosphormosäure- Reagens nach P. H. List entwickelt. Chromatogramm Nr. 1046 betrifft die schmalblättrige, und das Chromatogramm Nr. 1047 die weisse Lupine.

In Position D wurde die Vergleichslösung, die aus Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), Lupanins (L) und des „Alkaloids" n_6 (6) besteht, aufgetragen; in Position A unverarbeiteter Chloroformextrakt (Gesamtalkaloide), in Position B — Petrolätherextrakt (Fraktion I), in Position C der nach dem Petroläther folgende Chloroformextrakt (Fraktion II)

Das schlechteste Alkalisierungsmittel war Natriumlauge und eine Mittelstellung nahm Natriumcarbonatlösung ein. Die genannten Beobach-

tungen sind unserer Ansicht nach folgendermassen zu erklären: Natriumlauge und Natriumcarbonatlösung bewirken nicht nur eine Befreiung der Alkaloidbasen, sondern hydrolisieren auch teilweise die anwesenden Lipide und Eiweissstoffe. Deshalb ist auch der nach dem Abdestillieren des Chloroforms und Ansäuern zurückbleibende Extrakt meistens getrübt, schwerfiltrierbar und nach weiterem Einengen bräunlich gefärbt, wobei man noch gelegentlich eine Niederschlagsbildung beobachten kann. Eine solche Lösung bildet auf dem Startpunkt des Chromatogrammes einen dunklen Fleck, und die Trennung der Alkaloide ist nicht scharf. Das Alkalisieren des Lupinenmehles mit Ammoniaklösung beseitigt grösstenteils die genannten Störungen.

DIE QUALITATIVE ALKALOIDZUSAMMENSETZUNG DER WEISSEN, SCHMALBLÄTTRIGEN UND GELBEN LUPINE — FESTGESTELLT MIT HILFE DER PAPIERCHROMATOGRAPHIE

Die qualitative Analyse zeigte, dass in der Lupine ausser Lupanin und Hydroxylupanin noch andere alkalisch reagierende Substanzen anwesend sind, die mit den Alkaloidreagentien positiv reagieren. Das auf Abb. 8 dargestellte Chromatogramm zeigt die Alkaloidzusammensetzung von bitteren Biotypen der drei angeführten Lupinenarten.

Die bisher unbekannten „Alkaloide" nannten wir, nach Berücksichtigung ihrer Verteilung auf dem Chromatogramm, nach steigernden R_f Werten: n_1, n_2, n_3, $n_{4/5}$ und n_6 (bei Anwendung von wassergesättigtem n-Butanol). Hydroxylupanin liegt auf dem Chromatogramm zwischen n_3 und $n_{4/5}$ während Lupanin den Platz zwischen $n_{4/5}$ und n_6 einnimmt. An Hand des abgebildeten Chromatogramms ist ersichtlich, dass jede der drei angeführten Lupinenarten eine bestimmte Alkaloidzusammensetzung besitzt.

Die weisse Lupine enthält hauptsächlich Lupanin, neben dem noch das „Alkaloid" n_3, Hydroxylupanin und das „Alkaloid" $n_{4/5}$ anzutreffen ist. Die schmalblättrige Lupine weist hauptsächlich Lupanin und Hydroxylupanin auf. In verhältnismässig grossen Mengen sind auch noch die „Alkaloide" n_6 und n_3 anwesend, während die „Alkaloide" n_1 und n_2 nur in sehr geringen Mengen auftreten. Die mehrjährige Lupine weist eine änliche Alkaloidzusammensetzung auf wie die schmalblättrige — enthält jedoch noch zusätzlich ein Alkaloid, das chromatographisch mit dem Spartein übereinstimmt.

Das beschriebene Chromatogramm (Abb. 8) wurde mit Hilfe nicht verarbeiteter Alkaloidextrakte der drei angeführten Lupinenarten hergestellt. Wenn die Alkaloide aus der weissen Lupine zuerst mit Petroläther und nachher mit Chloroform extrahiert werden, kann man in dem Chloroformextrakt zusätzlich noch das „Alkaloid" n_6 und Spuren der „Alka-

loide" n_1 und n_2 finden. Die qualitative Alkaloidzusammensetzung ist also für alle drei Lupinenarten sehr ähnlich. Es bestehen jedoch Unterschiede im mengenmässigen Verhältnis der einzelnen Alkaloide, so dass man ohne weiteres an Hand des Chromatogrammes feststellen kann, welche Lupinenart vorliegt. Abb. 9 zeigt ein Chromatogramm, das aus Samen der bitteren, gelben Lupine hergestellt wurde.



Abb. 8. Das Chromatogramm wurde dreimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und mit Phosphormolybdänsäure-Reagens gefärbt. A — unverarbeiteter Alkaloidextrakt aus der schmalblättrigen, B — unverarbeiteter Alkaloidextrakt aus der mehrjährigen, C — unverarbeiteter Alkaloidextrakt aus der weissen Lupine; D — aus Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), des Lupanins (L), des Lupinins (Li) und des „Alkaloids" n_6 (6) bestehende Vergleichslösung



Abb. 9. Das Chromatogramm wurde zweimal mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt und mit Phosphormolybdänsäure-Reagens nach P. H. List gefärbt. A und E — aus Hydrochloriden des Sparteins (S) und Lupinins (Li) bestehende Vergleichslösung; B und D — unverarbeiteter Alkaloidextrakt aus der gelben Lupine; C — aus Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), Lupanins (L), Lupinins (Li) und des „Alkaloids" n_6 (6) bestehende Vergleichslösung

Wir sehen daraus, dass die Alkaloidzusammensetzung der gelben Lupine viel weniger kompliziert ist als die der bisher besprochenen Lupinenarten. Es liegt hier hauptsächlich Lupinin und Spartein vor, während die Ringe der „Alkaloide" n_2 und n_3 nur schwach gefärbt sind.

Die auf Abb. 8 und 9 dargestellten Chromatogramme wurden mit wassergesättigtem n-Butanol entwickelt — sie konnten also die Anwesenheit des Lupinins neben Lupanin nicht aufweisen. Aus diesem Grunde stellten wir zusätzlich noch zwei Chromatogramme her und entwickelten sie mit 4-m-Ammoniumsulfatlösung (sie trennt Lupinin von Lupanin).

Nach Betrachtung des auf Abb. 10 dargestellten Chromatogramms konnten wir feststellen, dass in der schmalblättrigen und mehrjährigen

Lupine in kleinen Mengen auch Lupinin vorkommt, und in der gelben Lupine Spuren von Lupanin beziehungsweise Hydroxylupanin anzutreffen sind. Unsere bisherige Erkenntnis auf dem Gebiete der qualitativen Alkaloidzusammensetzung der genannten Lupinenarten stellten wir in Form einer Tabelle dar, die ebenfalls die R_f-Werte für die einzelnen Alkaloide enthält.

Tabelle 1

Die qualitative Alkaloidzusammensetzung der weissen, schmalblättrigen. mehrjährigen und gelben Lupine

Name des Alkaloids	Rf — Werte für das Lösungsmittelsystem: *		Lupinenart **			
	wassergesättigter n-Butanol	4 m$(NH_4)_2SO_4$ mit Aethanol (15:1 v:v)	schmalblättrige	mehrjährige	weisse	gelbe
n_1	ungef. 0.15	—	(X)	(X)	(X)	
n_2	„ 0,25	—	XX	XXX	(X)	X
n_3	„ 0,33	ungef. 0,62	XXX	XX	XXX	(X)
Spartein	„ 0,36	„ 0,76		XX	(X)	XXXXX
Hydroxylupan.	„ 0,42	„ 0,62	XXXX	XXX	XX	(X)
$n_{4/5}$	„ 0,50	„ 0,62			XX	
Lupanin	„ 0,55	„ 0,65	XXXX	XXXX	XXXX	(X)
Lupinin	„ 0,55	„ 0,76	XX	(X)		XXXXX
n_6	„ 0,65	„ 0,62	XXXX	XXXX	X	

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Alkaloidzusammensetzung der Lupine weit mehr kompliziert ist, als bisher angenommen wurde. Diese Ansicht wird auch von Seiten anderer Autoren bestätigt, die ähnliche Arbeiten ausführten. Im Jahre 1954 erschien eine, die Alkaloidzusammensetzung von *Lupinus termis* betreffende Arbeit von E. H. W. J. Burden

---

* In unserer Arbeit bedienten wir uns nicht der R_f-Werte zur chromatographischen Identifizierung der einzelnen Substanzen. Die von uns angewandte Technik erlaubte ohne Schwierigkeiten eine unmittelbare Identifizierung der Substanzen Auch entwickelten wir die Chromatogramme in den meisten Fällen mehrmals. wobei es schwer ist die Lösungsmittelfront immer auf die gleiche Entfernung vom Startpunkt einzustellen. Die für das Lösungsmittelsystem: wassergesättigter n-Butanol eingetragenen R_f-Werte wurden nach dreimaligem Entwickeln festgestellt.

** Die Anzahl der X — Zeichen stellt annähernd den mengenmässigen Anteil der einzelnen Alkaloide dar. Ein X — Zeichen in Klammern bedeutet das Auftreten des Alkaloids in Spurenmengen. Das gleiche Zeichen wurde auch dann gesetzt. wenn das Vorkommen eines Alkaloids zweifelhaft war.

und Mitarb. (1954). Die genannten Autoren konnten mit Hilfe mehrmaliger, selektiver Extraktion und einer grossen Anzahl von Proben und Alkaloidreagentien feststellen, dass die Alkaloidzusammensetzung von *Lupinus termis* viel komplizierter ist, als dies von G. R. Clemo und G. C. Leitch (1928) angenommen wurde. Die letzteren nahmen an, dass *Lupinus termis* nur Lupanin enthält — E. H. W. J. Burden und Mitarb. konnten jedoch sieben verschiedene Alkaloide isolieren. Trotz der Verschiedenheit der Arbeitsmethoden, die E. H. W. J. Burden und Mitarb. einerseits und wir anwandten und trotz der Verschiedenheit des Versuchsmaterials konnten ähnliche Ergebnisse erhalten werden.

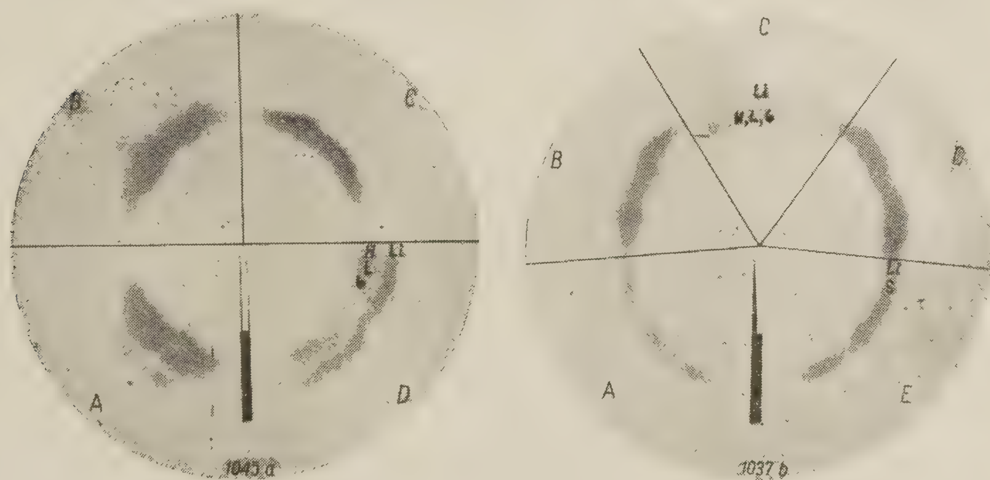


Abb. 10. Das Chromatogramm Nr. 1045-a entspricht genau dem auf Abb. 8 abgebildeten Chromatogramm und das Chromatogramm Nr. 1037-b — dem auf Abb. 9 dargestellten Chromatogramm. Beide Chromatogramme unterscheiden sich von den auf Abb. 8 und 9 dargestellten dadurch, dass sie mit 4-m-Ammoniumsulfatlösung und Aethanol (15 : 1 v : v) entwickelt wurden und die Alkaloide mit Dragendorff-Reagens sichtbar gemacht wurden

Die genannten Autoren bemerkten, dass die Alkaloidzusammensetzung komplizierter ist, und dass man bei der Isolierung der einzelnen Alkaloide in Form reiner Kristalle auf grosse Schwierigkeiten stösst — was von uns ebenfalls festgestellt wurde. Es besteht kein Zweifel darüber, dass eine weitere Verwollkommnung der Analyse und Trennung der Lupinenalkaloide zur genaueren und besseren Kenntnis ihrer Zusammensetzung führen wird.

In Anlehnung an ein einheitliches Extraktionsverfahren und eine normalisierte chromatographische Arbeitsmethode begannen wir mit S. Barbacki und seinen Mitarbeitern die qualitative Alkaloidzusammensetzung in den Samen vieler Stämme und Biotypen der weissen, schmalblättrigen und gelben Lupine zu untersuchen. Das Ziel dieser

Untersuchungen, deren Ergebnisse sukzessiv in den „Roczniki Nauk Rolniczych" (Annalen der Landwirtschaftlichen Wissenschaften) veröffentlicht werden, ist die Klärung der Frage ob die Alkaloidzusammensetzung im Rahmen der einzelnen Biotypen (ew. Stämme) konstant ist und die Feststellung eventueller Zusammenhänge zwischen Alkaloidzusammensetzung und morphologischen Merkmalen der Lupine.

Parallel zu diesen Untersuchungen führten wir eine qualitative chromatographische Analyse der Alkaloide in folgenden Pflanzenteilen aus: in den Wurzeln, Blüten und grünen Teilen der Lupine — in verschiedenen Zeitabschnitten ihrer Entwicklung und unter verschiedenen Anbaubedingungen. Ziel dieser langjährigen Untersuchungen ist der Versuch die Biogenese der Lupinenalkaloide und ihre Funktion zu erfassen. Die ersten Ergebnisse dieser Untersuchungen werden in den „Roczniki Nauk Rolniczych" veröffentlicht werden. An dieser Stelle wollen wir nur mitteilen, dass wir in vielen jungen Pflanzen der weissen Lupine deutliche Mengen an Spartein vorfanden, die im Laufe der Entwicklung abnehmen. Diese Spartein-Abnahme erfolgt, wie es scheint, zu Gunsten des Hydroxylupanins und des „Alkaloids" n_6 deren Menge anstieg.

VERSUCHE ZUR ISOLIERUNG UND IDENTIFIZIERUNG NEUER LUPINEN-ALKALOIDE

Nach uns bekannten Literaturangaben P. Bellet (1950), T. A. Henry (1950) und P. H. List (1954) werden die 4 uns interessierenden Alkaloide ausschliesslich durch Destillation bei Unterdruck aus der Mischung der Rohalkaloide isoliert und gereinigt. Nach unserer Meinung ist diese Methode brutal — aus weisser Lupine erhält man auf diese Weise nur Lupanin, aus *Lupinus palmeri* — nur Lupinin, aus *Lupinus polyphyllus* erhält man zwar Lupinin und Hydroxylupanin, aber die Alkaloidverluste sind sehr gross, aus *Lupinus barbiger* erhält man nur Spartein. Aus diesem Grunde beschlossen wir dieses Verfahren zu verwerfen.

Um zu ermitteln ob die „Alkaloide" n_1, n_2, n_3, n_5 und n_6 nicht vielleicht oft in den Samen der Leguminosen vorkommende Verbindungen wären — führten wir mit Hilfe von Erbsensamen, die nach allgemeiner Meinung keine Alkaloide enthalten, eine gleiche Extraktion und chromatographische Analyse durch, wie im Falle von Lupinensamen. Wenn wir zur Analyse 2 g gemahlene Erbsensamen (also so viel wie wir gewöhnlich bei der Lupine anwenden) nahmen, so konnten wir auf den Chromatogrammen keinen Alkaloidring feststellen. Erst bei Anwendung von 10 g — Proben und Aufbringen der Alkaloide in zehnfach grösserer Menge als gewöhnlich — konnten wir auf dem Chromatogramm 2 Ringe feststellen, von denen einer dem Lupanin und einer dem Spartein ent-

sprach. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die von uns neubemerkten „Alkaloide“ n_1 ... n_6 nicht häufig in Leguminosen vorkommende Verbindungen sind und dass die Erbse, die gewöhnlich als alkaloidfrei angesehen wird, wahrscheinlich auch Alkaloide bildet — aber in ca. 50—fach kleineren Mengen als süsse Lupinenarten.

Das Hauptobjekt unserer Identifizierungsuntersuchungen war und ist weiterhin die schmalblättrige Lupine, weil sie die am meisten „ausgeglichene“ Alkaloidzusammensetzung besitzt. Zur präparativen Trennung der Rohalkaloide aus schmalblättriger Lupine wurden von uns 1. verschiedene papierchromatographische Verfahren, 2. säulenchromatographische Adsorptionsverfahren, 3. säulenchromatographische Verteilungsverfahren, 4. fraktionierte Kristallisation auf Filtrierpapier, sowie, 5. Filtrierpapierelektrophorese angewandt.

Eine ausführliche Beschreibung aller erhaltenen Ergebnisse, sowie der angewandten Trennmethoden veröffentlichen wir an anderer Stelle; hier sollen nur einige von ihnen besprochen werden.

Wie wir schon mitteilten, löst sich das „Alkaloid“ n_6 ähnlich wie Lupanin in Petroläther, — das „Alkaloid“ n_6 ist in Petroläther, ähnlich wie Hydroxylupanin nicht löslich. Das „Alkaloid“ n_3 ist mit dem Lupanin, in welches es unter nicht genau zu erfassenden Umständen übergeht, sehr verwandt. Trotz mehrmaligem Wiederholen mit dem präparativen Papierchromatographieverfahren, gelang es uns bisher noch nicht, Lupaninfreies „Alkaloid“ n_3 zu erhalten. Ebenfalls versagte die fraktionierte Fällung der Alkaloide aus angesäuerter wässriger Lösung mit Silizium-Wolframsäure oder dem Dragendorff-Reagens. Aus diesen Ergebnissen schlossen wir, dass das sogennante „Alkaloid“ n_3 das Di-Hydrochlorid des Lupanins sei, während das Lupanin auf dem Chromatogramm dem Mono-Hydrochlorid entspricht. Diese Annahme mussten wir aber verwerfen, weil wir nach Behandeln reiner Lupaninpräparate mit Aceton, Methanol, Aethanol und konz. Salzsäure immer nur einen Ring auf dem Chromatogramm erhielten, der dem Lupanin entsprach.

Die Hypothese, dass Lupanin bei bestimmter Konzentration mit den zum Entwickeln der Chromatogramme angewandten Lösungsmitteln molekulare Verbindungen bildet, erwies sich ebenfalls als falsch. Diese Hypothese nahmen wir nach Bekanntnahme Arbeit von R. H. Hackeman und M. Lazarus (1955) über das Verhalten der Glutaminsäure auf Chromatogrammen, an. Die Vermutung wurde jedoch gegenstandslos weil das in viel grösserer Menge aufgetragene Lupanin auf Chromatogrammen immer nur einen Ring niemals zweie bildete.

Als nächste Hypothese nahmen wir unter Einfluss der Arbeit von M. Rink und K. Grabowski (1955) die folgende an. Die Autoren zeigten unter anderem, dass das 17-Hydroxyspartein in Chloroform gelöst,

ausserordentlich leicht in 17-Trichlor-Spartein übergehen kann. Nach Berücksichtigung dieser Tatsache nahmen wir an, dass sich das „Alkaloid“ n_3 während dem Abdestillieren des Chloroforms aus dem Chloroformextrakt bildet. Diese Hypothese musste jedoch verworfen werden. als wir merkten, dass das „Alkaloid“ n_3 auch in Petrolätherextrakten anwesend ist. Gegenwärtig nehmen wir an, dass das „Alkaloid“ n_3 eine Verbindung des Lupanins mit einer anderen, bisher noch nicht identifizierten Verbindung ist. Diese Hypothese bedarf gegenwärtig genauerer Überprüfung. Ebenfalls müssen die Bedingungen, unter welchen das „Alkaloid“ n_3 in Lupanin übergeht, noch genau untersucht werden.

Die erbrachten Daten über das Verhalten und die Eigenschaften der „Alkaloide“ n_1 und n_2 sind noch nicht ausreichend, man darf jedoch wohl annehmen, dass die genanten „Alkaloide“ dem „Alkaloid“ n_3 ähnlich sind.

Viel leichter ist die Identifizierung des „Alkaloids“ n_6. Dieses „Alkaloid“ besitzt eine grössere Beständigkeit und konnte deshalb mit Hilfe der präparativen Papierchromatographie in Form reiner Kristalle, die auch chromatographisch rein waren, erhalten werden. Die auf diese Weise isolierte Alkaloidmenge (einige mg) reichte jedoch nicht aus um eine genaue Identifizierung und Charakterisierung durchzuführen, wies uns jedoch den Weg das Alkaloid, frei von Begleitsubstanzen, zu erhalten.

Einführungsarbeiten über die Isolierung des „Alkaloids“ n_5 lassen annehmen, dass wir in diesem Falle weniger Schwierigkeiten wie im Falle des „Alkaloids“ n_3 haben werden.

EINFÜHRENDE VERSUCHE *IN VITRO* ZUR BESTIMMUNG DER HALTBARKEIT EINIGER LUPINENALKALOIDE SOWIE ZUR BESTIMMUNG DER ZERFALL - UND UMSETZUNGSPRODUKTE

Wir untersuchten: Spartein, Lupanin, Lupinin, Hydroxylupanin und das „Alkaloid“ n_6. Wir untersuchten die Umformungs- und Zerfallmöglichkeit der genannten Alkaloide in Form freier Basen sowie in Form ihrer Hydrochloride. Die Arbeitsmethode war einfach. Auf Tüpfelplatten brachten wir je einen Tropfen 2% Lösung der Basen oder ihrer Hydrochloride, trockneten bei Zimmertemperatur in einem mit Phosphorpentoxyd und Natriumhydroxyd angefüllten Exsikkator und wirkten auf die Proben mit folgenden Reagentien ein: 1. konz. Salzsäure, 2. 3—20% Wasserstoffperoxyd, 3. konz. Salzsäure und Wasserstoffperoxyd, 4. dest. Wasser, 5. Methanol, 6. Chloroform, 7. konz. Ammoniaklösung. Nach Austrocknen der einzelnen Reagentien (bei Zimmertemperatur) gaben wir zu jedem Fleck je einen Tropfen Wasser und trugen die so bereitete Lösung auf das Chromatogramm auf. Diese Manipulation wiederholten wir eini-

ge Male. Lupanin und Hydroxylupanin wiesen gegenüber den genannten Reagentien eine völlige Widerstandsfähigkeit auf. Das Spartein unterlag jedoch sehr grossen Veränderungen, die in Form neuer Farbringe auf dem Chromatogramm hervortraten. Besonders das mit Wasserstoffperoxyd behandelte Spartein erfuhr bedeutende Veränderungen. Das Spartein setzte sich unter diesen Bedingungen in eine Verbindung um, die auf dem Chromatogramm an der Stelle erscheint, an welcher gewöhnlich das „Alkaloid“ n_{15} auftritt. Diese Verbindung ist ein Hauptabbauprodukt des Sparteins — ebenfalls in Chloroform- und Aetherlösung. Ausser dieser

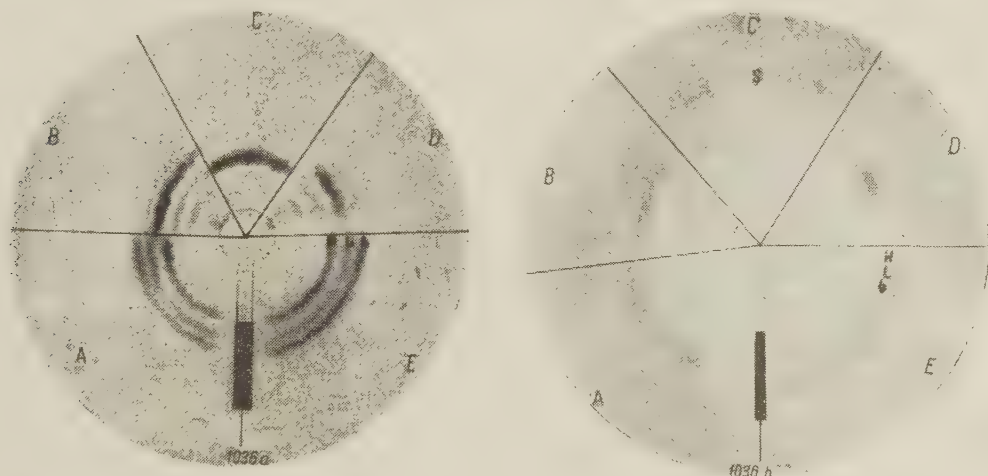


Abb. 11. Auf beide Rundfilter wurde die gleiche Substanz aufgetragen. A und E — Vergleichslösung, bestehend aus: Hydrochloriden des Hydroxylupanins (H), Lupanins (L), und des „Alkaloids“ n_6 (6); C — Spartein-hydrochlorid; B und D — Zersetzungsprodukte der Spartein-(Base). Das Chromatogramm Nr. 1036-a wurde zweimal mit wassergesättigtem n-Butanol und das Chromatogramm Nr. 1036-b mit 4-m-Ammoniumsulfatlösung und Aethanol (15 : 1 v : v) entwickelt. Das Chromatogramm 1036-a wurde mit Phosphor-molybdänsäure-Reagens nach P. H. List — und das Chromatogramm 1036-b mit Dragendorff-Reagens, gefärbt

Verbindung entstehen aus dem Spartein noch andere Abkömmlinge, von denen mengenmässig den grössten Anteil derjenige innehält, der auf dem Chromatogramm zwischen Lupanin und dem „Alkaloid“ n_6 erscheint. Die Abbildung 11 stellt das Spartein und seine Abbauprodukte dar.

Weitere Versuche zeigten, dass das Sparteinhydrochlorid fast völlig gegen die einwirkenden Reagentien widerstandsfähig ist.

In der Alkaloidchemie trifft es sich sehr oft, dass die Salze verschiedener synthetischer Basen genug Widerstandskraft besitzen, so, dass ihre physikalischen Daten festgestellt werden können, während die entsprechenden freien Basen unmittelbar nach ihrem Entstehen einer Zersetzung unterliegen. Obwohl das Spartein eine bekannte, durch Synthese bewiesene Konstitution besitzt, ist es jedoch weiterhin ein Alkaloid, welches

die Chemiker sehr interessiert. Die räumliche Anordnung der Wasserstoffatome bei Kohlenstoffatom 6 und 11 ist unsicher (Abb. 1). Die langdauernden Arbeiten von L. Marion und N. J. Leonard (1951) und besonders von F. Galinovsky und Mitarb. (1954—55) führen zu dem Schluss, dass das Spartein aus trans- und cis-Norlupinan-Ringen, die in Position 1,3 verbunden sind, aufgebaut ist. Die Anwesenheit, der überhaupt nicht haltbaren Anordnung cis-Norlupinan in dem Sparteinmolekül, begünstigt die zu einer Verminderung des Energiezustandes des Moleküls führenden Umsetzungsprozesse. In letzter Zeit gelang es F. Galinovsky (1954—55) durch Einwirken mit Aluminiumchlorid und darauffolgender Unterdruckdestillation das α-Isospartein in Form von Kristallen zu erhalten. Es wird angenommen, dass diese Verbindung aus zwei trans-Norlupinan-Anordnungen besteht. Im Lichte der angeführten Arbeit von F. Galinovsky erschien es eigentümlich, dass bisher die Zerfallsprodukte der Sparteinbase und ihrer Lösungen noch nicht genau untersucht wurden, obwohl dieser Zerfall ohne äussere Einwirkung oft beobachtet wurde. Wir nehmen an, dass systematische chromatographische Untersuchungen viel zur Identifizierung der Zerfallprodukte der Sparteinbase beitragen könnten, was unserer Ansicht nach von grosser Bedeutung für Untersuchungen über die Biogenese der Lupinenalkaloide sein würde. Diesen Untersuchungen wird gegenwärtig grosse Aufmerksamkeit gewidmet.

Im Laufe der zuletzt beschriebenen Untersuchungen unterlag auch Lupinin und das „Alkaloid“ n_6 bestimmten Umsetzungen. Die Lupininbase geht unter Einwirkung von Wasserstoffperoxyd in eine Verbindung über, die ein wenig grössere R_f-Werte wie das „Alkaloid“ n_6 aufweist; ebenfalls unter mehrmaligem Einwirken von Chloroform erfährt sie eine Zersetzung.

In diesem Falle bildet sich eine Verbindung, die chromatographisch dem Spartein ähnlich ist. Das „Alkaloid“ n_6 zersetzt sich unter Einfluss von konz. Salzsäure und ebenfalls unter Einwirkung von Wasserstoffperoxyd. In beiden Fällen erhielten wir auf Chromatogrammen einen Ring mit grösserem R_f-Wert als den des „Alkaloids“ n_6.

Die zuletzt angeführten Untersuchungen sehen wir nur als Einführungsarbeiten an. Sie erlaubten uns die Widerstandsfähigkeit einiger Lupinenalkaloide gegen verschiedene Reagentien bei Zimmertemperatur näher kennenzulernen. Den Untersuchungskreis wollen wir in Zukunft durch Einführung verschiedener Temperaturen und Mischungen von natürlichen und synthetischen Alkaloiden weiter ausdehnen.

EINIGE EINZELHEITEN ÜBER DAS MATERIAL UND DIE VERSUCHSTECHNIK

a. Das biologische Material und Reagentien

Die von uns untersuchten Lupinensamen stammten aus:

1. Schmalblättrige Lupine, — rosa, bitter — aus der Station für Samenzucht Udycz, Station Podkowa Leśna bei Warszawa, Ernte 1951.

2. Schmalblättrige Lupine, — blau, bitter — aus der Station für Samenzucht des IHAR in Miników, Ernte 1953.

3. Weisse Lupine, — bitter — aus der Station für Samenzucht des IHAR in Przebendowo, Ernte 1953.

4. Gelbe Lupine, — bitter — aus der Station für Samenzucht des IHAR in Miników, Ernte 1953.

5. Mehrjährige Lupine — aus dem Institut für Pflanzensamenkunde der WSR in Poznań, Ernte 1952.

Die angewandten Reagentien waren chemisch rein, wobei alle Lösungsmittel, ohne Rücksicht auf die Qualität, noch mindestens einmal destilliert wurden. Die von uns angewandten Vergleichssubstanzen: Lupinin, Lupanin, Hydroxylupanin und Spartein stammten ausschliesslich von der Firma Merck Darmstadt.

B. DAS CHROMATOGRAPHISCHE VERFAHREN

1. *Filtrierpapier und Rundfilter*

Anfangs gebrauchten wir zur chromatographischen Analyse quantitative Rundfilter von der Firma J. H. Munktell nr Ok und Ob, nachher führten wir die Analyse ausschliesslich auf Filtrierpapier Whatman nr. 1 aus. Aus einem Bogen Filtrierpapier schnitten wir zwanzig Stück Rundfilter Ø 11 cm aus. Vor Ausschneiden der Rundfilter vermerken wir den Durchmesser parallel zur Fasserrichtung. Nachher zeichnen wir um den Mittelpunkt einen Kreis Ø 14 mm und schneiden dann mit einer Rasierklinge parallel zur Faserrichtung eine „Zunge" (4 × 40 mm, oder 2× 40 mm) aus. Den Umfang des kleinen Kreises (Ø 14 mm) teilen wir in soviel gleiche Teile, wie viel Substanzen auf dem Chromatogramm analysiert werden sollen. Den Kreisabschnitt auf den die „Zunge" fällt, lassen wir aus. Wenn das Rundfilter vorher impregniert werden soll, wenden wir ein normalisiertes Verfahren an, indem wir es auf 10 min in die Impregnationslösung legen. Nach dem Herausnehmen halten wir das Rundfilter in senkrechter Lage 3 Min., bringen es dann auf reines Filtrierpapier, wo es 10 Min. verbleibt, um es endlich auf eine Glasplatte zu legen. Das Rundfilter trocknet auf der Glasplatte so lange, bis sein Feuchtigkeitsgrad mit dem der Luft in Gleichgewicht kommt.

2. Das Auftragen der Lösung auf das Rundfilter

In den bisherigen Versuchen, die die qualitative Analyse zum Ziele hatten, wandten wir zum Auftragen der Lösung eine selbst hergestellte „Oese" aus Platindraht an. Diese „Oese" besass meistens einen Durchmesser von 0,6—1,0 mm, und ein Volumen von 0,4—1,0 µl (das Volumen wurde gegenüber Wasser bestimmt). Eine wässrige Lösung — mit Hilfe einer solchen „Oese" auf Filtrierpapier gebracht — bildet einen runden Fleck von Ø 2—4 mm. Die zu untersuchende Alkaloidlösung engen wir vor dem Aufbringen zu einer möglichst hohen Konzentration ein, so, dass eine „Oese" Lösung genügend viel Substanz enthält. Nach dem Aufbringen der Lösung, tragen wir auf den Startpunkt noch eine „Oese" 0,5-n-Salzsäure auf.

3. Die zum Entwickeln angewandten Lösungsmittelsysteme und ihre Vorbereitung

In unseren Arbeiten wenden wir hauptsächlich das Lösungsmittelsystem „wassergesättigter n-Butanol" an, dessen Vorbereitung und Regenerierung keine Schwierigkeiten bieten.

Das zweite von uns oft angewandte Lösungsmittelsystem ist eine Mischung von 4-m-Ammoniumsulfatlösung und Aethanol (15 : 1) (v : v). Durch Ergänzung des Lösungsmittelsystems von A. Resplondy (1955) mit Aethanol erzielt man ein besseres Aussehen des Chromatogrammes. Das mit 4-m-Ammoniumsulfatlösung entwickelte Chromatogramm weist zwar eine deutliche Trennung des Lupinins vom Lupanin auf, aber die Alkaloidringe stellen ein welliges Bild (Girlandenmuster) dar, was eine Ermittlung der R_f-Werte völlig unmöglich macht. Der von uns angewandte Aethanolzusatz beseitigt nicht nur völlig das Auftreten von Girlandenmustern, sondern erzeugt auch ein markanteres Erscheinen der Ringumrisse. Das Lösungsmittelsystem stellen wir her, indem wir zu einem kleinen Teil 4-m-Ammoniumsulfatlösung, unter dauerndem Mischen, tropfenweise den Aethanol hinzugeben, bis die anfangs auftretende Emulsionsbildung verschwindet. Anstatt der 4-m-Ammoniumsulfatlösung wenden wir oft gesättigte Lösungen dieser Verbindung an, die je nach der Temperatur eine höhere oder niedrigere Konzentration als 4 Mol/l besitzen, was jedoch keine besondere Bedeutung hat.

*4. Das Konditionieren **

Anfangs führten wir das Konditionieren und Entwickeln des Chromatogramms in Exsikkatoren aus M. Wiewiórowski u. M. D. Bratek (1956), sind jedoch nach den Vorschlägen von J. Seifers und

* Unter „Konditionieren" verstehen wir eine Sättigung des Rundfilters mit Dämpfen das Lösungsmittelsystems welches zum Entwickeln des Chromatogrammes dient.

J. Oreskes (1953) zum Entwickeln in Kristallisierschalen (Ø 10 cm, h = 4 cm) übergegangen, die wir mit Deckschalen von Petrischalen abschliessen. In die Kristallisierschalen bringen wir kleinere (Ø 4 cm, h = 3 cm) die mit dem Lösungsmittelsystem gefüllt sind — wobei wir darauf achten, dass der Abstand zwischen Flüssigkeitsoberfläche und Rundfilter immer gleich ist. In den meisten Fällen betrug der Abstand zwischen Lösungsmittel und Rundfilter 14 mm. Die Chromatogramme werden vor dem Entwickeln immer in Petrischalen konditioniert (Ø 10 cm). Die Unterschale wurde mit 10 ml Lösungsmittelsystem beschickt und das Rundfilter mit augebrachted Substanz aufgelegt, wobei die „Zunge" etwas nach oben abgebogen wurde. Nachher wurde die Deckschale aufgesetzt und das Rundfilter, welches einen grösseren Durchmesser als die Schale hat, eingedrückt und zusätzlich beschwert:

Nach 1 Stunde wird die Deckschale mitsamt Rundfilter abgehoben, die „Zunge" mit einer Pinzette in senkrechte Lage gebracht, worauf das Rundfilter mit Deckschale auf die Kristallisierschale gesetzt werden, um je nach Art des Lösungsmittelgemisches, einmalig oder mehrmalig zu entwickeln. Wenn mit wassergesättigtem n-Butanol als Lösungsmittelsystem gearbeitet wird, entwickeln wir zweimal. Vor wiederholtem Entwickeln des Chromatogramms wird nochmals „konditioniert". Konditionieren und Entwickeln führen wir in einem möglichst kühlen Raum durch, in dem die Temperaturschwankungen möglichst gering sind.

5. *Die Entwicklungsreagenzien und das Sichtbarmachen der auf dem Chromatogramm verteilten Substanzen*

Die Alkaloidflecke auf dem entwickelten Chromatogramm machen wir meistens mit dem von R. Munier und Mitarb. modifizierten Dragendorff — Reagens sichtbar.

Die Vorbereitung des Reagens:

Die Grundlösung erhält man durch Vereinigung der Lösungen A und B, die aus folgenden Bestandteilen bestehen:

Lösung. A: 850 mg Wismut-*III*-nitrat, bas. („Bismutum subnitricum"),
40 ml dest. Wasser,
10 ml Eisessig,
Lösung B: 8 g Kaliumjodid,
20 ml dest. Wasser.

Die Grundlösung, in Braunglasflaschen aufbewahrt, ist ebenso wie das verdünnte Reagens monatelang haltbar. Zum Färben der Chromatogramme muss die Grundlösung mit Eisessig und dest. Wasser verdünnt werden (meistens mischt man die erwähnten drei Teile des Reagens in folgendem Verhältnis: 10 : 20 : 100. v : v : v).

Das Chromatogramm wird, nach Trocknen an der Luft, in das Reagens getaucht und nach 15 Min. herausgenommen und auf reines Filtrierpapier gebracht, wo es wiederum an der Luft trocknet. Eine Unzulänglichkeit des D r a g e n d o r f f -Reagens ist die teilweise Abscheidung der farbigen Alkaloidverbindungen aus dem Chromatogramm, was sich in einer leichten Trübung des Reagens bemerkbar macht. Eine solche Störung tritt jedoch nur bei grosser Alkaloidkonzentration auf. Das von uns angewandte 15 Min. dauernde Baden des Chromatogramms in der Reagenslösung bewirkt eine Gleichgewichtsverschiebung des anfangs labilen Systems: farbiger Alkaloidkomplex — Reagenslösung, zu Gunsten des auf dem Filtrierpapier haftenden Alkaloidkomplexes. Auf diese Weise konnten wir das störende Ausscheiden der Alkaloide aus dem Chromatogramm und das Auftreten verwischter Ringkonturen beseitigen. Falls auf dem Chromatogramm Lupinin anwesend sein sollte, darf man nicht zu lange baden, da es mit dem D r a g e n d o r f f -Reagens eine leicht lösliche Verbindung bildet, die völlig in Lösung übergehen kann.

Das von H. T h i e s und W. F. R e u t h e r (1955) modifizierte D r a g e n d o r f f - Reagens weist den Lupinenalkaloiden gegenüber keine besonderen Eigenschaften auf.

Viel besser ist das für quantitative Zwecke anwendbare Reagens mit Phosphormolybdänsäure nach P. H. L i s t (1954). Die Vorbereitung sowie die Färbung der Chromatogramme verläuft wie folgt: 1 g Phosphormolybdänsäure löst man in einer Mischung von konz. Salpetersäure — Wasser (2 : 98 v : v) auf. Das Chromatogramm wird durch die Lösung gezogen und dann 10 Min. in fliessendem Wasser gewaschen. Nachher trocknet man auf reinem Filtrierpapier und zieht dann das Chromatogramm duch eine Zinn$^{-(II)-}$ chloridlösung (1 g Zinn$^{-(II)-}$ chlorid, 100 ml 3,8% Salzsäure), und trocknet wieder auf Filtrierpapier. Zu quantitativen Zwecken muss die Zeit, während der das Chromatogramm mit der Phosphormolybdänsäure und der Zinn$^{-(II)-}$ chloridlösung in Berührung ist, unbedingt normalisiert werden, weil auch in diesem Falle ein Uebergehen der farbigen Alkaloidkomplexe in die Reagenslösung stattfindet.

Das D r a g e n d o r f f - Reagens und das Reagens mit Phosphormolybdänsäure besitzen ähnliche Empfindlichkeit gegenüber den Lupinenalkaloiden. Das Thalliumacetat-Reagens nad R. M u n i e r und Mitarb. (1949—52) besitzt eine ähnliche Empfindlichkeit, es ist jedoch von uns nur selten gebraucht worden, da es farbige Flecken von geringerem Kontrast gegen den Filtrierpapieruntergrund bildet. Die Färbungstechnik mit diesem Reagens ist ähnlich wie die im Falle von D r a g e n d o r f f - Reagens.

C. DIE ALKALOIDEXTRAKTION FÜR DIE QUALITATIVE, CHROMATOGRAPHISCHE ANALYSE

Zu 2 g gemahlener Lupinensamen geben wir in einem Mörser 3 ml konz. Ammoniaklösung und zerreiben, mit kleinen Pausen. Nachher geben wir unter ständigem Rühren 3 g Kieselgur oder Kalziumsilicat hinzu (das Kalziumsilicat und Kieselgur müssen vor Gebrauch 3 h hei einer Temperatur von 250°C getrocknet werden).

Die trocken aussehende Masse bringen wir in eine Röhre (12 × 250 mm), in die vorher ein Watteknäuel geschoben wurde. Das Anfüllen der Chromatographiesäule wird möglichst normalisiert ausgeführt so, dass die Ausflussgeschwindigkeit der Extrakte 10—15 ml/h beträgt. Als Lösungsmittel zum Extrahieren der Alkaloide aus der Säule wenden wir frisch gereinigten Chloroform an. (Chloroform reinigen wir nach der üblichen Methode). Die Extraktion führen wir meistens auf diese Weise aus, dass wir in die Säule 10 ml Chloroform bringen, die Säule oben abschliessen und über Nacht stehen lassen. Am nächsten Morgen fangen wir mit der eigentlichen Extraktion an, indem wir durch die Säule 40 ml Chloroform durchlaufen lassen. Den abtropfenden Alkaloidextrakt sammeln wir in einem Jenaer Acetylierungskolben (100 ml.). Den Chloroformextrakt destillieren wir ab, geben zu dem fast trockenen Rückstand ungef. 0,5 ml Methanol und erhitzen einige Minuten auf dem Wasserdampfbad, um den Chloroform völlig auszutreiben. Nachher wird 1 ml 0,1 n-Salzsäure hinzugegeben, noch ein wenig erwärmt, und nach Abkühlen durch Filtrierpapier in ein Reagensglas (12 × 40 mm) abfiltriert. Der Acetylierungskolben wird zweimal mit Wasser ausgespült (2 × 0,75 ml). Nach jedem Spülen wird der Kolben leicht erhitzt, wieder gekühlt und das Spülwasser in das gleiche Reagensglas abfiltriert. Die nach diesem Verfahren erhaltene Alkaloidlösung ist völlig klar und beinahe farblos.

Die saure Lösung dampfen wir in einem Vakuum-Exsikkator über Phosphorpentoxyd und Natriumhydroxyd völlig ein und den erhaltenen Rückstand tragen wir, nach Aufnehmen in einem Tropfen Wasser, mit der Platindrahtöse auf das Rundfilter auf. Das so hergestellte Chromatogramm kann nun „konditioniert" und entwickelt werden.

ABSCHLUSS

Die angeführten Ergebnisse, welche die von uns in den letzten vier Jahren ausgeführten Arbeiten über die qualitative Alkaloidzusammensetzung in Lupinensamen betreffen, erlaubten uns nicht das erstrebte Ziel zu erreichen.

Die gleichzeitige Ausführung vieler und oft sehr verschiedener Untersuchungen erschwerten es diese ausführlich zu bearbeiten.

Einzelne Teile noch nicht beendeter Arbeiten, sowie geplante Untersuchungen wurden von uns absichtlich angeführt. Wir wollen nämlich dadurch andere Forscher anregen sich mit der Analyse und der Physiologie der Lupinenalkaloide zu befassen. Diese Meinung drücken wir deshalb aus, weil wir befürchten, dass wir allein mit den Schwierigkeiten, deren Anzahl bestimmt grösser ist als wir besher annahmen, nicht fertig werden.

An dieser Stelle wollen wir unseren herzlichen Dank aussprechen: an Prof. Dr. J. Suszko für die Aufstellung des Untersuchungsthemas und für zahlreiche Anregungen, an Prof. Dr. S. Barbacki für die wertvollen Anleitungen und für die Beschaffung des Untersuchungsmaterials, sowie Doc. Dr. B. Borkowski für die Überlassung von Lupanin-, Lupinin- und Cytisin-Präparaten.

Die Arbeit wurde in den Jahren 1951—1955 im Institut für Allgemeine Chemie der Oekonomischen Hochschule in Poznań, und im Institut für Pflanzenzucht, der Polnischen Akademie der Wissenschaften, in Poznań, ausgeführt.

ZUSAMMENFASSUNG

Als Ziel der vorliegenden Arbeit wurde eine genaue Bestimmung der qualitativen Alkaloidzusammensetzung von Lupinensamen erstrebt und mit Hilfe von papierchromatographischen Methoden zu erreichen versucht. Die angewandte chromatographische Technik, einige Lösungsmittelgemische und Entwicklungsreagentien wurden beschrieben. Besondere Aufmerksamkeit wurde auf die unvorhergesehenen Schwierigkeiten gelegt, die bei der chromatographischen Trennung des Lupinins vom Lupanin auftraten. Es wurde ebenfalls das merkwürdige Verhalten des Sparteins besprochen, das sich in manchen Fällen auf einem Chromatogramm an zwei verschiedenen Stellen ablagert. Mit Hilfe eigener chromatographischer Arbeitsmethoden wurden verschiedene übliche Extraktionsverfahren für Lupinensamenalkaloide untersucht und kritisch bewertet. Unter Berücksichtigung der Analysenergebnisse wurde ein neues Extraktionsverfahren für die Gesamtalkaloide sowie ein Verfahren zur fraktionierten Auswaschung einzelner Alkaloide aus Samen der weissen und schmalblättrigen Lupine beschrieben. Nach Anwendung einer einheitlichen Extraktion und normalisierten chromatographischen Technik konnte die qualitative Alkaloidzusammensetzung der weissen, schmalblättrigen, mehrjährigen und gelben Lupine bestimmt werden. Es wurde festgestellt, dass die Alkaloidzusammensetzung der genannten Lupinenarten komplizierter ist, als bisher angenommen wurde.

In weisser, schmalblättriger und mehrjähriger Lupine wurden ausser Lupanin und Hydroxylupanin noch fünf weitere organische Basen festgestellt, die mit den üblichen Alkaloidreagentien positiv reagieren.

Die neuentdeckten Alkaloide wurden „n_1“, „n_2“, „n_3“, „n_4 ;“ und „n_6“ benannt. Ausserdem wurde die Anwesenheit des Sparteins in der mehrjährigen und des Lupinins in der schmalblättrigen Lupine nachgewiesen.

Die R_f-Werte von neun Lupinenalkaloiden wurden für zwei Lösungsmittelgemische (1. wassergesättigter n-Butanol, 2. 4m-Amoniumsulfatlösung und Aethanol, 15 : 1 v : v) festgelegt. Während der Identifikationsproben der neuentdeckten „Alkaloide" wurden Schwierigkeiten festgestellt, die bei der präparativen Abscheidung des wenig beständigen „Alkaloids n_3" auftraten. Ausserdem wurden einige Eigenschaften des „Alkaloids n_6" beschrieben, das in Milligrammengen als chemisch und chromatographich reine Substanz erhalten werden konnte. Im Zusammenhang mit der Unbeständigkeit des „Alkaloids n_3" wurden Versuche zur Bestimmung der Haltbarkeit und der Widerstandsfähigkeit gegen Extraktionsmittel und Faktoren, die während der chromatographischen Analyse einwirken, für die einzelnen Alkaloide unternommen. Einführungsarbeiten auf diesem Gebiete zeigten, dass Alkaloidsalze weniger abbau- und umsatzfähig sind als die freien Alkaloidbasen. Besonders abbau- und umsatzfähig ist das Spartein, wobei festgestellt wurde, dass sein Hauptabbauprodukt auf Chromatogrammen die gleiche Stelle einnimmt wie das „Alkaloid $n^4/_5$". Auch Lupinin und das „Alkaloid n_6" unterliegen deutlich nachweissbaren Umsetzungen; während Lupanin und Hydroxylupanin, sogar nach längerer Einwirkung von 3% H_2O_2, keine deutlichen Änderungen aufweisen.

Weitere Untersuchungen sind im Gange.

(Eingegangen 17.5.1956)

LITERATUR

Achmatowicz O. i Rodewald W., 1955, Roczniki Chemii 29: 509.

Barbacki S., 1952, Łubin, P. W. R. i L., Warszawa.

Bellet P., 1950, Ann. pharm. franc. 8: 551.

Burden E. H. W. J., Grindley D. N., Mansour R., 1954, J. Pharm. Pharmacol. 6: 461.

Burma A. P., 1954, Naturwissenschaften 41: 19.

Clemo G. R., Leith G. C., 1928, J. Chem. Soc. 18: 11.

Galinovsky F., 1952, Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe 8: 245.

Galinovsky F., Kainz G., 1951, Monh. Chem. 82: 927.

Galinovsky F., Knoth P., 1955, Naturwissenschaften 41: 454 (54); Monh. Chem. 86: 1014.

Giri K. V., Rao N. A. N., 1952, Nature 169: 923.

Graf E., 1952, Dtsch. Apoth. Ztg. 91: 797.

Hackeman R. H., Lazarus M., 1955, Biochim. et Biophys. Acta 17: 147.

Henry T. A., 1950, The Plant Alkaloids, London.

List P. H., 1954, Naturwissenschaften 41: 454.

Leonard N. J., 1953, The Alkaloids Chemistry and Physiology 3: 119, New York.

Marion L., Leonard N. J., 1951, Canad. J. Chem. 29: 355.

Munier R., Macheboeuf M., 1949, Bull. Soc. chim. biol. 31: 1144.

Munier R., Macheboeuf M., 1950, Bull. Soc. chim. biol. 32: 192.

Munier R., Macheboeuf M., 1951, Bull. Soc. chim. biol. 33: 846.

Munier R., Macheboeuf M., Cherrier N., 1951, Bull. Soc. chim. biol. 33: 1919.

Munier R., Macheboeuf M., Cherrier N., 1952, Bull. Soc. chim. biol. 34: 204.

Allouf R., Munier R., 1952, Bull. Soc. chim. biol. 34: 196.
Reifer I., Możejko M., 1954, Acta Biochimica Polonica 1: 197.
Rink M., Grabowski K., 1955, Naturwissenschaften 42: 343.
Resplondy A., Saunie Ch., 1955, C. R. Acad. Sci. 241: 65, Paris.
Rutter L., 1948, Nature 161: 435.
Seifer A., Oreskes J., 1953, Anal. Chem. 25: 1539.
Thies H., Reuther F. W., 1954, Naturwissenschaften 41: 230.
Thies H., Reuther F. W., 1955, Naturwissenschaften 42: 462.
Wierzchowski Z., Obuchowska L., 1952, Roczniki Nauk Rolniczych 61: 159.
Wiewiórowski M., Bratek M. D., 1956, Bull. de Acad. Polon. des Sci. 4: (1, 3).
Wiewiórowski M., Arbeit nicht veröffentlicht.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

The destructive effect of intense light on the photosynthetic apparatus

Działanie destrukcyjne silnego światła na aparat fotosyntetyczny

J. ZURZYCKI

1. INTRODUCTION

The destructive effect of strong light on the photosynthetic apparatus in plants has long been known. Many researches have demonstrated various degrees of photosynthesis inhibition by strong light and the usually reversible nature of this inhibition which is abolished when light returns to middle intensities (Steemann-Nielsen 1942-1952, Meyer and Burr 1940 and others). On the other hand, many results indicate that under the influence of strong light chlorophyll is decomposed and gradually disappears from the living cell (e. g. Iwanowski 1913, Montfort and Zollner 1942, Montfort 1950). Finally, it is well known that the chloroplasts in cells of many plants are displaced, rearranged or undergo other changes according to the intensity of incident light (Senn 1908, Biebl 1954, and others).

Unfortunately all investigations on the three aspects of the influence of strong light on the photosynthetic apparatus were carried out on various plant species and were unrelated between them. Consequently it is impossible to draw any general conclusions on the influence of strong light on the three processes simultaneously.

The present investigation has been undertaken with the aim to fill this gap by a series of observations on the relations between the chloroplast arrangement, the inactivation of photosynthesis and the destruction of chlorophyll on one hand and the light intensity and the time of exposure on the other. One species only and light with the same spectral composition were used for all experiments.

2. MATERIAL AND METHODS

For the experiments young leaves of *Lemna trisulca* were prepared in the same manner as previously described (Zurzycki 1954). The size

of the leaves was 3—7 mm^2. Microscopic observations were made on the part of leaves with a single or double mesophyll layer.

The source of light in the experiments was a projection lamp of the Osram E 30 type supplied with 215 ± 1 V electric current. The light reached an illuminated leaf through two convergent lenses. To regulate the intensity of light the distance from the lamp and the system of lenses to the object was altered. Light intensity was measured with a Lange photometer equipped with neutral filters.

For exposure to light, the leaves were mounted between a slide and a cover glass held together in several points at the edges with paraffin. During the exposure the slide with the leaves were placed in a flat vessel in strong current of flowing water to prevent heating of the object.

The arrangement of chloroplasts in cells was defined by qualitative description.

The degree of photosynthesis inactivation was estimated by measuring the rate of photosynthesis in a leaf at light intensity of 2500 lux before the illumination with strong light and again after exposure to this light. For the measurements the micro-method described earlier (Zurzycki 1954) was used. To find out if and in what extend the drop of photosynthesis was temporary, the leaves after exposure were kept in diffuse day light and the measurements were repeated at several intervals. The rate of photosynthesis after exposure was defined as the percentage of the rate before illumination taken as being 100 per cent.

The destruction of chlorophyll was defined by measuring light absorption in the ether extract from the leaves used for experiments. The extract was made by squashing the leaves (4—6 leaves about 4—7 mm^2

Table 1

Light absorbed by extract in %		Absorption in sample II in respect to absorption in sample I 100%
Sample I	Sample II	
35,0	32,5	92,8
36,0	35,5	98,6
41,5	44,0	106,0
39,5	38,8	98,2
45,4	45,3	100,2
		Mean 99,16

each being used for one measurement) in ether, filtering and adding ether to 2 ml. Measurement of absorption were made with a Pulfrich photometer using absorption cell of 1,5 ml capacity and S 61 filter. The differences in chlorophyll concentration were defined relatively to the per-

centage change of absorption, the absorption by the extract from an unexposed control sample being taken as 100 per cent. The most difficult problem was the choice of two similar samples of which one would be used as a control and the other for exposure to strong light. The most effective procedure was found to be the preparing of numerous leaflets and then choosing several pairs which would resemble one another as closely as possible in respect to size, shape, intensity of colour etc. Although this method had the disadvantage of not being free from personal judgement the choice of 4 to 6 leaves for one sample equalized to some extent the possible differences. When the choice was made carefully the procedure gave very consistently uniform results, which can be seen from the examples in Table I where light absorption in extracts from several pairs of samples chosen in the manner just described and not exposed to strong light are listed.

3. RESULTS

3.1. MORPHOLOGICAL CHANGES OF CHLOROPLASTS IN CELLS EXPOSED TO LIGHT OF 100 000 LUX

Before the experiments the leaves were kept in diffuse day light and consequently the starting position of chloroplasts was always the flat arrangement, epistrophe (fig. 1—1). After exposure to light of 100 klux already after 15 minutes almost all chloroplasts are on the lateral cell walls in the profile position. Not more than 5—15 per cent of chloroplasts remain still in the flat position. After 30 min of exposure parastrophe is complete. If there are not too many chloroplasts in a cell there is enough space for all of them to be pressed with the flat face against the lateral walls (fig. 1—2). In exceptional cases when the chloroplasts are numerous the arrangement is not typical. Those chloroplasts for which there is no room on the lateral walls lie alongside one of the walls touching it not with the flat surface but with the edge and projecting into the cell. The tendency to assume the profile position is very strongly marked in light of this intensity, whereas in lower light intensities e.g. 30 klux — those chloroplasts for which there is no room on the lateral walls lie in the flat position on the outer wall and only move away from the centre.

The typical profile arrangement is maintained for 1,5 to 2 hours of exposure to strong light. After this time the chloroplasts begin to form aggregations at first in some few cells only and then more and more commonly. The aggregations of chloroplasts usually lie in one or several corners of a cell but do not form typical systrophe (aggregation around a nucleus) because as a rule there are two and more aggregations in one cell (fig. 1—3). After 3 to 4 hours all or almost all chloroplasts are assembled in aggregations and the greater part of the lateral cell walls

are without chloroplasts (fig. 1—4). The arrangement of aggregations is usually such that in two neighbouring cells the aggregations lie opposite one another on either side of the cell membrane.

The conditions as described above remain unchanged for the next 4 hours of exposure. After that time some chloroplasts slip out of the

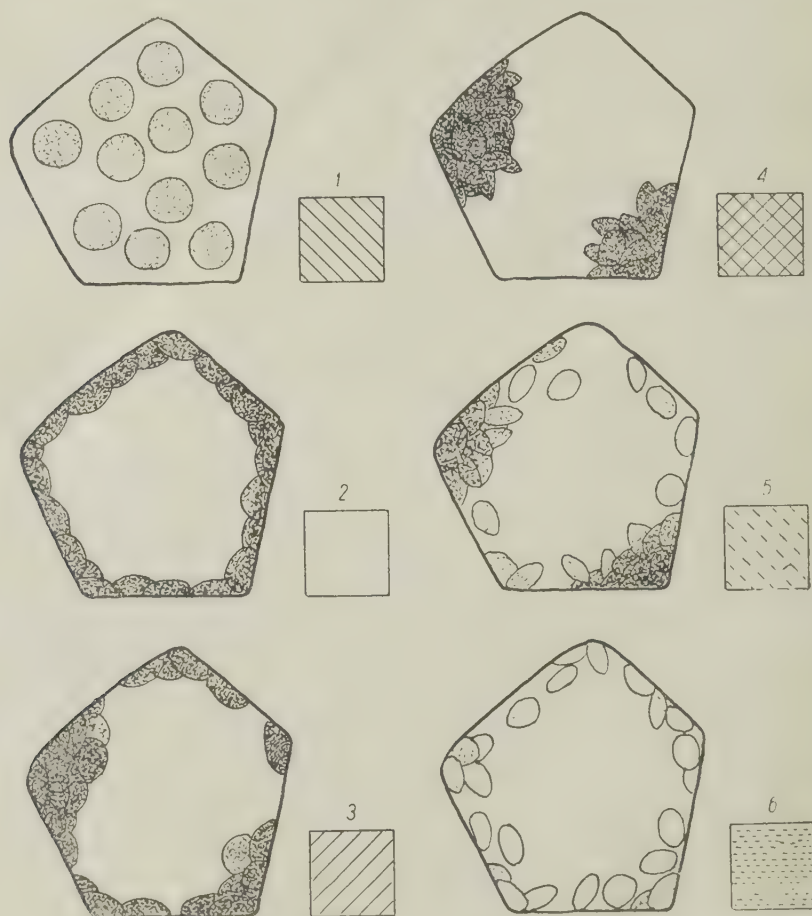
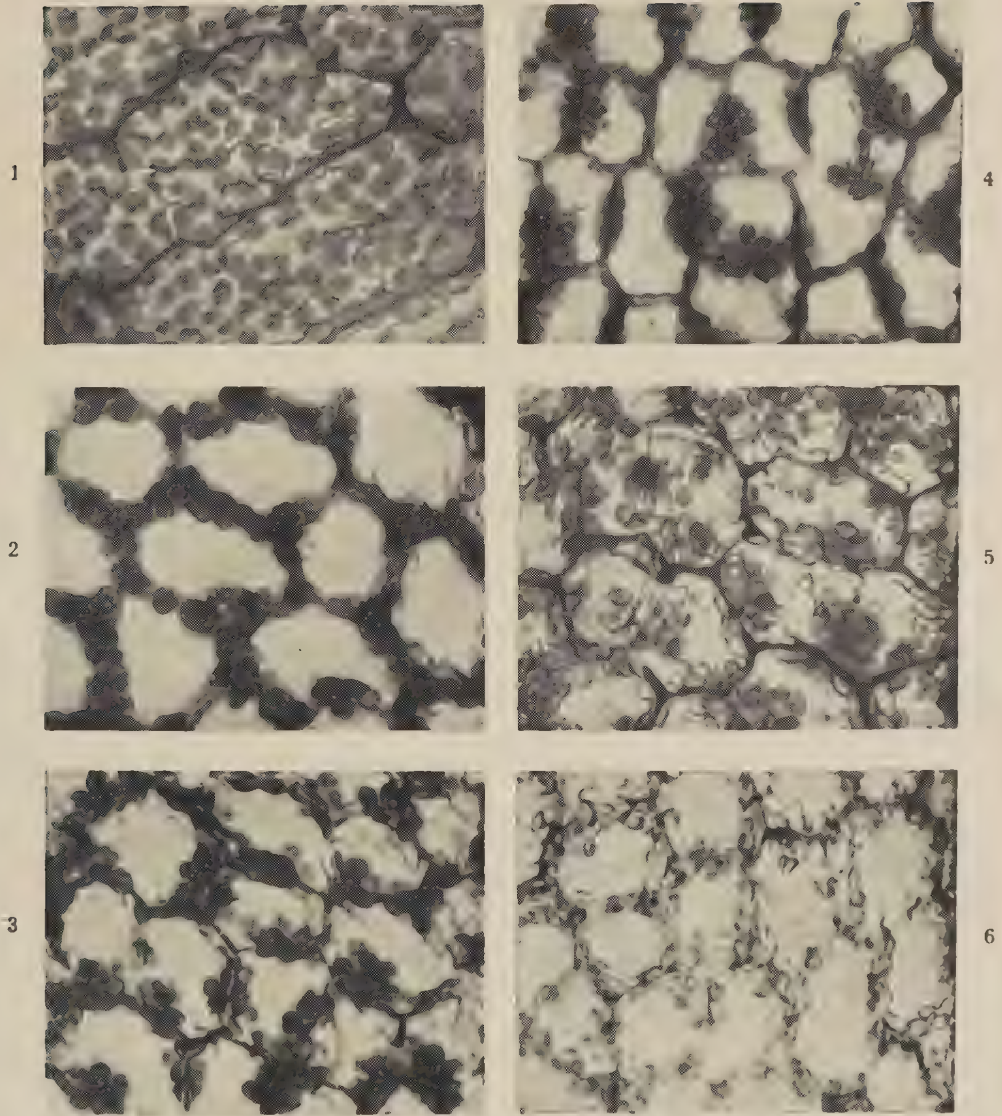


Fig. 1. Schematic diagrams of typical morphological changes of chloroplasts in cells of *Lemna trisulca* exposed to strong light.

aggregations and disperse along the cell walls. Their colour at this stage is distinctly less intense, though just before dispersing they were still normally coloured (fig. 1—5). As time passes all the chloroplasts scatter, the aggregations disappear and the chloroplasts become pale green and finally quite colourless (fig. 1—6). The refraction coefficient of chloroplasts increases and consequently both their outlines and the outlines of starch grains inside become very clearly visible. The diameter of chlo-

PLATE I



Morphological changes of chloroplasts in cells of *Lemna trisulca* exposed to strong light

Fig. 1. Epistrophe arrangement of chloroplasts in diffuse light

Fig. 2. Parastrophe arrangement of chloroplasts after exposure for 30 minuts to the light of 100 klux

Fig. 3. Aggregations of chloroplasts after 2 hours exposure to strong light

Fig. 4. Chloroplasts aggregations after 3—4 hours exposure to strong light

Fig. 5. The beginning of the dispersion of the chloroplasts; at the same time they begin to be paler

Fig. 6. The last stage when the chloroplasts are dispersed and colourless.

roplasts diminishes. Approximately at the same time when all chloroplasts completly lose their pigmentation the cells die which is evidenced by the loss of the ability for plasmolysis.

Between different leaves there are slight variations in respect to the sensitivity to strong light. Similarly, variability in this respect is displayed by the different parts of one leaf. The time that all the stages here described last refer to the central part of the leaf consisting of one or two mesophyll layers. The rims of leaves are usually more sensitive, whereas in the basic and central part consisting of many layers and with large intercellular spaces the processes are somewhat slower. For instance, when the whole leaf is already almost entirely decolorized, aggregations of absolutely normally coloured chloroplasts still persist in the multilayer parts giving a greenish hue.

3.2. MORPHOLOGICAL CHANGES IN CHLOROPLASTS AT OTHER LIGHT INTENSITIES

The changes in the morphology and arrangement of chloroplasts characteristic for light intensity of 100 klux also occur at other intensities. However in light of 30 klux only parastrophe is induced and exposures lasting even 12 hours do not cause the formation of aggregation. At

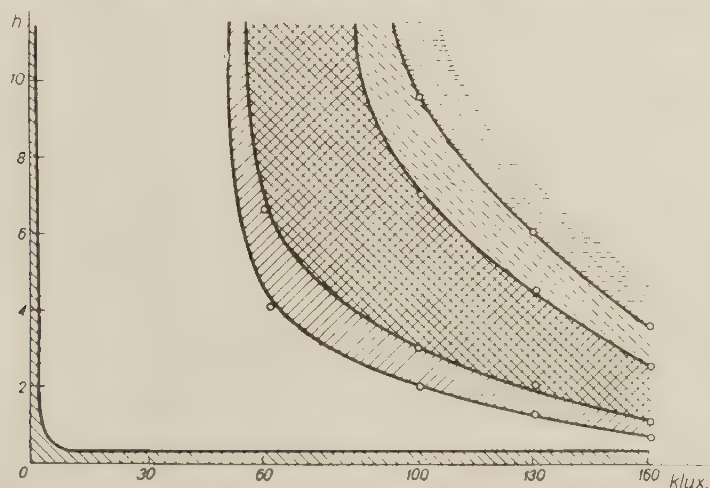


Fig. 2. Relation between the stage of chloroplasts in a cell and exposure time and light intensity. Abscissae — light intensity in klux, ordinates — exposure time in hours. The manner of shading is explained by fig. 1.

60 klux the change are much slower and exposure during 12 hours only causes the formation of aggregation. At higher light intensities of 130 and 160 klux the successive stages in response are more rapid. The relation between the stage of chloroplasts and the intensity and time of illumination is shown schematically in fig. 2.

Exposure times to light of a given intensity necessary to produce the various changes in about half of the material under observation are marked with circles. The graphical representation of the types of chloroplast arrangements are showed here in the same manner as in fig. 1. It appears from the curves that if the aggregation of chloroplasts is to be caused the intensity of light must exceed 30 to 50 klux. Light of 100 klux is lethal for cells after about 10 hours of exposure and exposure for 4 hours is sufficient to obtain the same effect at 160 klux. Of course these results refer to the light used in the present experiments only. For light with a different spectral composition the corresponding results may have different values, but the general character of the relationship will probably remain unchanged.

3.3. INACTIVATION OF PHOTOSYNTHESIS IN LIGHT OF 100 000 LUX

Even a short illumination with light of 100 000 lux produces a distinct depression in the rate of photosynthesis. The inhibition may be complete if the leaf is exposed for 5 to 6 hours. The results from a series of mea-

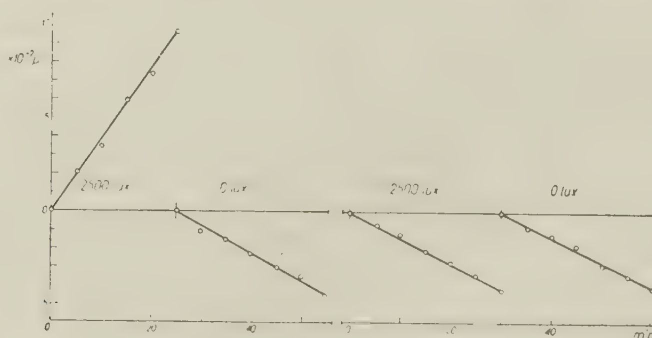


Fig. 3. The course of photosynthesis and respiration in a leaf before and after exposure for 5 hours to light of 100 klux. Abscissae-time in mins, ordinates — the production or consumption of oxygen in 10^{-3} µl.

surements of the gaseous metabolism in a leaf before and after exposure for 6 hours are shown in fig. 3. It seems, therefore, that strong light damages selectively only the photosynthetic apparatus.

The destruction of the photosynthetic mechanism proceeds very rapidly. Fig. 4 shows how the inactivation of photosynthesis proceeds with the time of exposure. Already after 15 minutes of exposure to light of 100 klux photosynthesis is inhibited in about 40 per cent and after half an hour of exposure the rate of photosynthesis is reduced by more than half. Exposure to light of this intensity for 4 to 6 hours produces a complete disability for photosynthesis. The broken line curves show the chan-

ges in the ability for assimilation which occur after various exposure times in intense light and the subsequent transfer to the weak light. It appears from the curve that even a relatively strong depression of photosynthesis (up to 40 per cent) is entirely reversible 2 to 4 hours after the action of strong light is interrupted. Stronger inhibitions caused by longer illumination are only partly reversible and even after several hours in dim light photosynthesis does not return to its normal level.

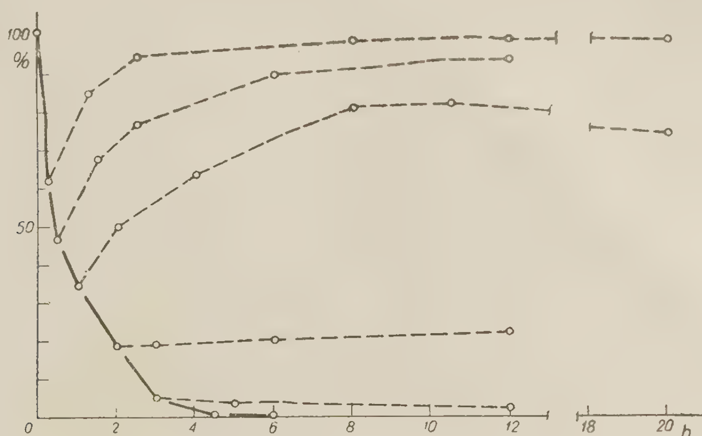


Fig. 4. Inactivation of photosynthesis in light of 100 klux in relation to exposure time. Abscissae — time of exposure in hours, ordinates — relative intensity of photosynthesis. The broken lines show the course of the reactivation of the ability for photosynthesis.

Finally, when the inhibition reached 80 per cent and more the ability for photosynthesis is no longer reactivated and for many hours the intensity of photosynthesis remains at the same level.

3.4. INACTIVATION OF PHOTOSYNTHESIS AT OTHER LIGHT INTENSITIES

The effect of other light intensities on the rate of photosynthesis is illustrated by curves 2 and 3 in fig. 6. They show the inactivation percentage of photosynthesis after exposure for 0,5 and 3 hours to varying intensities of light. It follows from the assembled data that photosynthesis is slightly inhibited after long exposure only if light intensity is about 50 klux. The inhibition sets on more rapidly as light intensity is increased and at 160 klux exposure for half an hour causes an almost complete destruction of the ability for photosynthesis.

It is worth noting that the arrangements of chloroplasts (curve 1 fig. 6) respond to far lower light intensities than those having a harmful effect on the photosynthetic apparatus. Partial parastrophe is induced already by light of 3 klux and in light of 10 to 15 klux parastrophe is

complete, whereas the inactivating effect of light on the process of photosynthesis is observed at intensities 3 to 5 times as great i. e. at about 50 klux.

3.5. DESTRUCTION OF CHLOROPHYLL IN LIGHT OF 100 000 LUX

Of the three responses here considered the decomposition of chlorophyll as determined with colorimetric measurements displays the least sensitivity to light. The results from the corresponding measurements are illustrated by fig. 5. The continuous-line curve shows the changes of

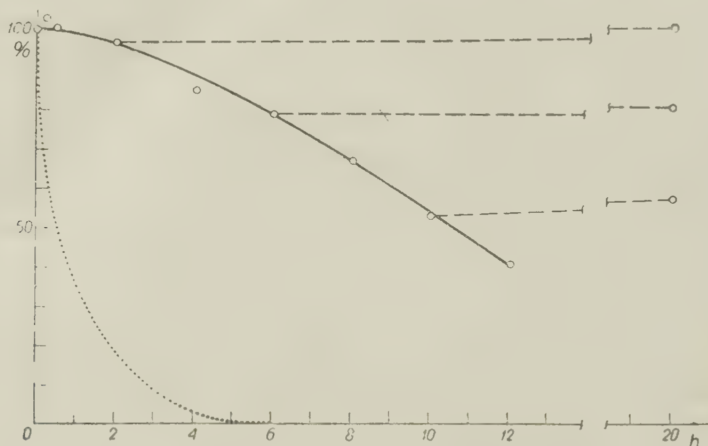


Fig. 5. The destruction of chlorophyll in light of 100 klux in relation to exposure time. The broken lines mark the changes in chlorophyll after exposure to strong light is interrupted. Dotted line shows the inactivation of photosynthesis.

absorption in the ether extract after various exposure times. The very slight changes in the concentration of chlorophyll caused when leaves are exposed for 2 hours can still be considered as being within the limits of error. Only after 4 hours of exposure the changes in chlorophyll concentration exceed 10 per cent. It is thus seen that the rate of the changes is much slower than the inactivation of photosynthesis (in fig. 5 the later changes are marked by the dotted-line curve) and this is best illustrated by the fact that the disability for photosynthesis is complete when only 10 to 20 per cent of chlorophyll is decomposed. The destruction of chlorophyll proceed gradually as the exposure time is prolonged exceeding 50 per cent of the initial value after 10 hours.

It has been mentioned earlier in the paper (3.1.) that exposure for 10 hours causes the complete or almost complete bleaching of the chloroplasts, however colorimetric measurement indicates that after the same

time only half of the chlorophyll is decomposed. The apparent dis-accord of these results is understood when it is remembered that microscopic examination were made on the segments of leaves consisting of 1 or 2 layers, whereas the multilayer part of leaves retain the undestroyed chlorophyll pigment somewhat longer and this obviously influences the results of colorimetric measurements.

In principle the decomposition of chlorophyll is irreversible and when the action of strong light is stopped the chlorophyll concentration does not change for at least the next 20 hours. Although the relevant measurements (broken-line curves) show a slight increase in chlorophyll concentration the differences are small and do not exceed the limit of error.

3.6. DESTRUCTION OF CHLOROPHYLL IN OTHER LIGHT INTENSITIES

The course of chlorophyll destruction after 0,5 and 3 hours exposure to light of various intensities is shown by curves 5 and 4 respectively in fig. 6. As can be seen from the curve a noticeable destruction of chlo-

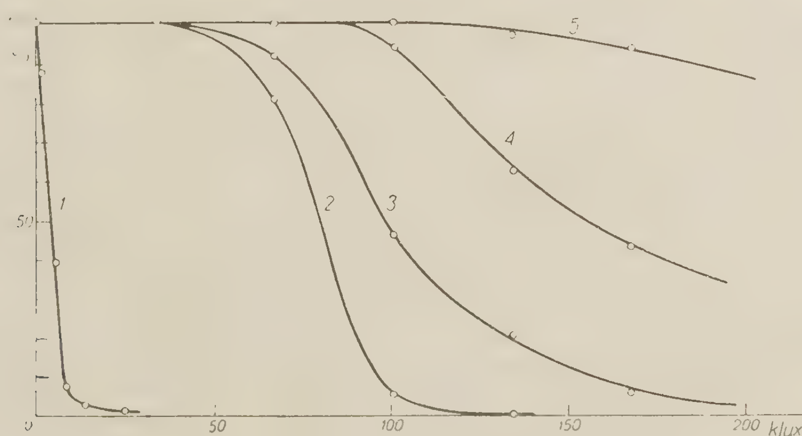


Fig. 6. Influence of light intensity on: curve 1 — the arrangement of chloroplasts after exposure for 0,5 hour; curve 2 — inactivation of photosynthesis after exposure for 3 hours; curve 3 — inactivation of photosynthesis after exposure for 0,5 hour; curve 4 — destruction of chlorophyll after exposure for 3 hours; curve 5 — destruction of chlorophyll after exposure for 0,5 hour.

rophyll after half an hour exposure is caused only by light of 130 klux and more, to obtain a similar effect at 100 klux exposure must last 3 hours. However, as the intensity of light increases the rate of the decomposition processes increases rather rapidly. Nevertheless, in all light intensities used in the present experiments the decomposition of chlorophyll is a process much slower than the inactivation of photosynthesis.

3.7. DESTRUCTION OF CHLOROPHYLL IN A SINGLE CELL

The data on the inactivation of photosynthesis and the destruction of chlorophyll are of a statistical nature and refer to the mean ability for photosynthesis in one leaf or the mean changes in chlorophyll concentration of several leaves. However, when the differentiation and the lack of uniformity in the response of the various cells to light stimulation are considered it seems likely that these changes may develop along somewhat different lines in the particular cells. There is no method for measurement photosynthesis in one or several leaf cells but some information on the concentration of chlorophyll in so small fragments of tissue may be

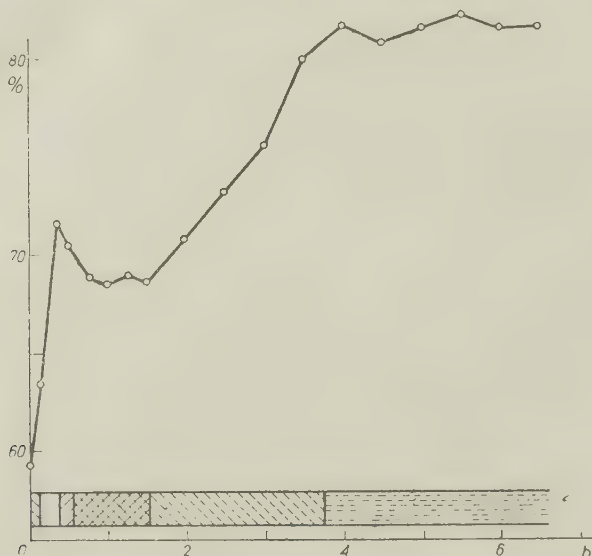


Fig. 7. Changes in the transparence of a part of a *Lemna* leaf to light during exposure to light of about 150 klux. Abscissae — exposure time, ordinates — relative transparence in per cent.

obtained from measurements of light absorption in living leaves. The equipment for these measurement which is based on the principle developed by Biebl (1954) and only adapted for measurements on microscopic objects will be described elsewhere. Briefly it consists of a selenium photo-cell placed on the microscope at the point where the image is formed, thus making possible the measurement of the relative transparence of the leaf to blue-red light (gentian violet filter) which is strongly absorbed by chlorophyll. Fig. 7 shows the changes in transparency of a homogeneous segment from leaf of *Lemna* (the diameter of the segment was 440 μ) exposed to light of about 150 klux. At the bottom of the figure

the simultaneous changes in the morphology of chloroplasts in the segment are marked in with the symbols used previously.

The relative transparence is at first less than 60 per cent (chloroplasts in epistrophe) but rapidly increases to about 72 per cent which is associated with the displacement of chloroplasts to the profile arrangement on the lateral cell walls. Shortly afterwards there is another small increase in absorption caused by the assembling of chloroplasts in aggregations and then as long as the chloroplasts do not disperse the transparence does not change. A rapid rise in transparence starts after 1,5 to 2 hours. Microscopis observations shows that at the same time the changes defined as stage 5 (fig. 1) occur i. e. the dispersion of chloroplasts from aggregations and their gradual decolorization. When all chloroplasts scatter throughout the cell the transparence of the object stabilizes and remains unchanged for a long time. Because the changes in transparence shown by the curve and occuring during the first hour of exposure are always related with the corresponding changes in the displacement of chloroplasts, even if the light causing the displacements is not harmful for the photosynthetic apparatus (Zurzycki unpublished) it is to be concluded from the measurements that the rate of chlorophyll decomposition is not uniform through the exposure time. Moreover, the decomposition process is related with the morphological changes in the arrangement of chloroplasts. As long as the chloroplasts are assembled in the aggregations the decomposition of chlorophyll is relatively slow but the rate of decomposition distinctly rises at the moment the chloroplasts begin to scatter and bleach. This results is contradictory to those reported earlier in the paper (3.5.) when it was stated that chlorophyll is decomposed gradually as the time of exposure to light is prolonged. However, the contradiction is only apparent because the course of chlorophyll destruction obtained from measurement of the changes in the concentration of the chlorophyll extract is based on statistical evidence and does not allow for the individual variability of leaves and, first of all, the variability between the different parts of one leaf.

From the microscopic measurements on the transparence of leaves it is impossible to decide whether in the first stages (stages 1 — 4 in fig. 1), before the chloroplasts scatter from aggregations and bleach, chlorophyll does decompose though more slowly and less intensely than at a later stage, or whether it is then stable. By comparing the changes in the morphology of chloroplasts with the destruction of chlorophyll the former supposition seems to be a correct one. A measurable drop in the chlorophyll level occurs at the time when even in the most sensitive parts of a leaf there is still no scattering and decolorizing of chloroplasts. This indicates that the destruction of chlorophyll starts at an early stage of exposure.

However, within the particular cells the destruction process is very slow at first and its rate does not increase until the chloroplasts pass into stage 5 (fig. 1).

4. DISCUSSION

The sensitivity of plants to very strong light intensities varies greatly. In some plants the destructive changes in the photosynthetic apparatus appear at relatively low light intensities, whereas in others even direct sun light acting for a long time does not produce them. Sensitivity in this respect depends primely on onto- nad phylogenetic adaptation (Harder 1930, 1933, Montfort 1937, 1950, Rabinowitch 1945). The plant used as material for the present investigation must be grouped with the species rather sensitive to light, as fairly strong destructive processes are already induced by light of relatively low intensity.

When light intensity is sufficiently strong, though before it passes the critical limit (10 — 50 klux), the arrangement of chloroplasts in the cells changes from flat to profile. The profile arrangement is an adaptation tending to reduce the absorption of light. The mechanism regulating absorption operates on three lines:

a) When the chloroplasts lie on the lateral walls they occupy the parts of a cell at least partly shaded by local refractions of light (Senn 1908). This becomes especially well visible in the multilayer mesophyll where the green aggregations of chloroplasts which persist longest are those lying behind intercellular spaces strongly refracting light.

b) The profile arrangement reduces the total surface of chloroplasts directly exposed to light and at the same time increases the thickness of the mass of chloroplasts. It was demonstrated earlier that such a change produces reduced absorption (Zurzycki 1954).

c) The change in the position of chloroplasts in respect to the incident light rays is accompanied with a partial change in the spectral composition of light absorbed, because of the orientation of some pigment molecules in the chloroplasts (Goedheer 1954).

Strong light acting for some time caused the chloroplasts to assemble into large aggregations. The resulting arrangement is not a typical systrophe, as they are usually two or three such aggregations in one cell. Similar as in the case of the systrophe arrangement the responsible factor seems to be of a chemical nature. This is indicated by the frequent symmetry in the arrangement of the aggregations on both sides of the cellular membrane separating two neighbouring cells. The biological significance of such arrangements is not understood but there is no doubt that simultaneously the absorption of light increases (c. f. paragraph 3.7.)

It is possible that the aggregation of chloroplasts is already the outcome of the beginning disfunction of the cell, similarly as the systrophe is frequently indicative of slight damage (Küster 1910, Germ 1931). In the next stage — in which the chloroplasts disperse and decolorize — distinct symptoms of degeneration appear. This is indicated both by the irreversibility of the process and the appearance in the cell sap of calcium oxalate crystals, the presence of which is usually associated with extensive damage in cells (Nadson and Rochlin-Gleichgewicht 1928, Biebl 1954).

Morphological changes of chloroplasts under the influence of strong light have been described many times. However, on the whole these descriptions refer to the final effect after long exposures to light (Montfort 1937, Montfort and Neydel 1928, Gessner 1940, Münding 1952, Biebl 1954). Detailed investigations (Münding 1952, Biebl 1954) indicate that the damage caused in the cell by strong light may vary greatly. The chloroplasts may stay green, decolorize or change coolur, they may agglutinate or remain unagglutinated. The forms observed in *Lemna* indicate that in the course of the destruction process the chloroplast arrangements may change radically. The final condition of chloroplasts in *Lemna* resembles most the type described by Biebl (1954) in *Hookeria lucens* characterized by the disperse arrangement and the loss of colour without the intermittent yellowish stage. Agglutinations so common when chloroplasts are damaged (Lepeschkin 1937) are not observed in *Lemna*. A somewhat similar course of changes in chloroplast arrangements, but without the intermittent aggregation stage was observed by Gessner (1940) in *Trichomanes radicans* during 9 hours of exposure to sun light.

The depression of photosynthesis under influence of strong light is reported by numerous workers (Ewart 1896-8, Arnold 1931, Harder 1930, 1933, Montfort and Neydel 1928, Emerson 1935, Montfort 1937-50, Stålfelt 1939, Meyer and Burr 1940, Steemann-Nielsen 1942-52). In very strong light the depression of assimilation may be so great that the compensation point is exceeded and oxygen instead of being given out is taken in (Montfort and Neydel 1928, Fockler 1937, Montfort 1937, 1941). This effect is associated with the one observed sometimes in leaves of terrestial plants — i. e. the disappearence of starch — which is known as the solarization of leaves (Ursprung 1917, Holman 1930). A similar complete inhibition of photosynthesis was observed in the present experiment on *Lemna*. However, even when photosynthesis stops completly respiration is not affected to any significant extend. This indicates the selective effect of light on the photosynthetic apparatus.

Similar results were obtained by Steemann-Nielsen in his studies on the inactivation of photosynthesis.

It has been shown by Steemann-Nielsen in his detailed investigation (1942—1952) that two kinds of inactivation can be distinguished. One produces no depression of photosynthesis in intense light but becomes manifest after the return to weak light and the other causes a drop in the rate of photosynthesis already during exposure to intense light. In this investigation the rate of photosynthesis during exposure to intense light was not measured and consequently the data on the inactivation of photosynthesis refer to the combined effects of both inactivation types. Both types of inactivation are reversible (Stålfelt 1939, Montfort 1941, Steemann-Nielsen 1942, 1949) or when exposure to intense light lasts too long they may be partly or entirely irreversible (Focker 1938, Montfort 1937). *Lemna* resambles in its behaviour the results obtained by Montfort (1941) for *Ottelia* where inactivation after 4 hours wąs fully reversible, whereas a depression of photosynthesis exceeding 40 per cent was not.

The destructive effect of strong light on chlorophyll has also been known for a long time (Batalin 1874, Iwanowski 1917, Emerson 1935, Montfort 1941, 1950, Montfort and Zollner 1942, Münding 1952). In agreement with the earlier investigation the decomposition in *Lemna* is not uniform throughout the leaf but proceeds zonally. The destruction of chlorophyll in this species is irreversible which support the results reported by Iwanowski (1917) for other material. Quantitative comparisons in this respect with the results obtained by other workers are difficult because of the differences in light used for the experiments. However, on the whole the rate at which chlorophyll decomposes is analogous with the decomposition rate recorded by Iwanowski in *Elodea*, by Münding in *Vallisneria* and by Montfort in umbrophilic aquatic plants. If the classification introduced by Montfort and Zollner (1942) is to be accepted then *Lemna* must be classed in group IV i. e. with the plants very sensitive to intense light.

When the effects here described are compared it is seen that there are correlations between some of them and no correlations between others. In relatively weak light there is a correlation between the arrangement of chloroplasts and photosynthesis (Zurzycki 1954). The saturation point of photosynthesis coincides approximately with the point when the chloroplasts reach complete parastrophe. Both lie at about 10 klux. The inactivation of photosynthesis begins, even when exposures are prolonged, in light intensities approximately 5 times higher (50 klux) which is associated with the appearance of the first aggregation of chloroplasts.

In more intense light there is no correlation between the manner in which the inactivation process proceeds with time and the changes in chloroplast arrangements. The inactivation of photosynthesis is rather rapid and independent of the simultaneous displacement of chloroplasts. It seems that inactivation is somewhat reduced when the chloroplasts are in parastrophe, but it has been impossible to demonstrate this experimentally. The beginning of the formation of chloroplasts aggregations is already connected with very strong and in principle irreversible inactivation. By the time the typical aggregations are fully formed photosynthesis is inhibited completly.

At the same time the destruction of chlorophyll is still very slight. This corroborates earlier results according to which photosynthesis is always more sensitive than chlorophyll (Emerson 1935, Montfort 1941, Montfort and Zollner 1942). However the decomposition of chlorophyll always takes place before the chloroplasts begin to disperse from the aggregations and lose colour. Though only at this latter stage the decomposition becomes more intense. The death of a cell does not occur till the chloroplasts have finished scattering, that is at the time when the greater part of chlorophyll is already decomposed. This supports earlier observations on the decomposition of chlorophyll which indicates that this process develops in a living cell (Montfort 1941, 1950, Montfort and Zollner 1942, Münding 1952).

5. SUMMARY

1. Three aspects of the changes in the photosynthetic apparatus were examined: a) the morphological state of chloroplasts, b) ability for photosynthesis, and c) the concentration of chlorophyll in respect to light intensity and time of exposure to intense light. The fact that the measurement referred to one species *(Lemna trisulca)* and to light with a constant spectral characteristic made possible a quantitative comparison of how light affects the above three factors.

2. The destructive effect of light begins at the intensity of about 50 klux i. e. in light of intensity 5 times higher than at the saturation point of photosynthesis. In very strong light the destruction may cause the death of a cell after several hours of exposure.

3. The typical course of changes in the morphology of chloroplasts after exposure to strong light is as follows: flat arrangement — profile arrangement — the formation of aggregation on the lateral walls — the dispersion of chloroplasts from the aggregation and decolorization. The time that every one of this stages lasts depends on light intensity and the local sensitivity of the tissue.

4. Light intensity exceeding 50 klux causes the inactivation of photosynthesis. The inhibition of photosynthesis increases with the increase of light intensity and exposure time. The inhibition of photosynthesis may be complete without any major disturbances in respiration. When the inactivation does not exceed 50 per cent it is entirely or to a high degree reversible.

5. The destruction of chlorophyll is the slowest of the three processes. It proceeds relatively slowly till aggregations of chloroplasts are formed, but is greatly accelerated in the next stage when the chloroplasts scatter.

Laboratory of Plant Physiology
Jagellonian University
Cracow, Poland, Grodzka 53

(Entered 25.VI.1956)

STRESZCZENIE

Badania niniejsze odnoszą się do szkodliwego działania światła o wysokim natężeniu na aparat fotosyntezy. Dotychczasowe obserwacje w tej dziedzinie, prowadzone na różnych obiektach roślinnych przy użyciu różnego rodzaju światła i zwracające uwagę na pewne oderwane problemy, nie pozwalają na wyrobienie sobie syntetycznego obrazu zmian morfologicznych i fizjologicznych, które zachodzą podczas naświetlenia silnym światłem oraz przebiegu tych zmian w czasie. Doświadczenia niniejsze przeprowadzone były na jednym tylko obiekcie roślinnym (*Lemna trisulca*) przy użyciu światła o różnym czasie ekspozycji i różnej intensywności, ale o stałym składzie spektralnym. Głównie zwracano uwagę na: a) zmiany morfologiczne zachodzące w układzie i zabarwieniu chloroplastów (metoda: obserwacja mikroskopowa), b) zmiany w zdolności do fotosyntezy (metoda: pomiar fotosyntezy przy użyciu mikrometody autora przed i po naświetleniu), c) zmiany w ilości chlorofilu w liściu (metoda: pomiar absorpcji światła w ekstrakcie eterowym z liścia w fotometrze Pulfricha).

A. Światło o natężeniu przekraczającym 50 klux wywołuje po pewnym czasie widoczne w obrazie mikroskopowym zmiany destrukcyjne w stanie chloroplastów. Zmiany te przebiegają w określonej kolejności: najpierw następuje skupienie chloroplastów w kilka agregatów na ścianach bocznych, potem stopniowe rozchodzenie się ich z tych skupień po całej komórce i równoczesne wyraźne odbarwianie. Równocześnie z całkowitym odbarwianiem następuje śmierć komórki (ryc. 1). Szybkość tych przemian zależy od intensywności oświetlenia (np. dla 60 klux skupienia chloroplastów pojawiają się po około 6 godz., a w 160 klux już po 1 godz.) oraz od specyficznej wrażliwości tkanki (najbardziej wrażliwy jest brzeg liścia). Zależność stanu chloroplastów od intensywności i czasu naświetlenia ilustruje ryc. 2.

B. W silnym świetle bardzo szybko maleje i wreszcie zupełnie zanika zdolność do fotosyntezy. Np. w oświetleniu 100 klux po 4—6 godzinach liść zupełnie zatraca zdolność do fotosyntezy. Nawet półgodzinne naświetlanie tą intensywnością redukuje do połowy dawną zdolność do asymilacji (ryc. 3). O ile obniżenie tej zdolności nie jest zbyt silne (nie prze-

kracza 80%), utrata zdolności do fotosyntezy jest całkowicie lub przynajmniej częściowo odwracalna. Korelacja z opisanymi powyżej zmianami morfologicznymi pozwala stwierdzić, że gdy następuje początek skupiania się chloroplastów w agregaty, fotosynteza jest już bardzo silnie zahamowana, a w momencie wystąpienia typowych skupień zdolność do fotosyntezy zanika zupełnie.

C. Silne światło działa rozkładająco na chlorofil. Spadek stężenia chlorofilu w liściu przebiega jednak znacznie wolniej niż opisane poprzednio procesy. I tak np. w oświetleniu 100 klux po 10 godz. zostaje rozłożona zaledwie połowa chlorofilu. Zastosowanie specjalnej metody pomiaru przepuszczalności dla światła wycinka liścia obserwowanego przez mikroskop pozwoliło zebrać dokładniejsze dane o przebiegu rozkładu chlorofilu w czasie. Rozkład ten następuje od pierwszych chwil naświetlenia, ale przebiega początkowo stosunkowo powoli, natomiast rozpoczyna się z większą szybkością od chwili, gdy chloroplasty zaczynają rozchodzić się ze skupień i wykazywać wyraźną utratę zabarwienia, a więc od chwili, gdy komórka już dawno utraciła zdolność do asymilacji. Cały lub prawie cały chlorofil rozkłada się jeszcze w ciągu życia komórki. Rozkład chlorofilu jest nieodwracalny przynajmniej w ciągu kilkudziesięciu godzin.

Porównanie szybkości przebiegu opisanych zmian w różnych intensywnościach światła (ryc. 6) pozwoliło na stwierdzenie, że u wybitnie cieniolubnej rośliny, jaką jest *Lemna trisulca*, intensywności światła, które działając przez kilka godzin wywierają szkodliwy wpływ na aparat fotosyntezy, muszą przekraczać 50 klux. Ponieważ u badanego obiektu punkt wysycenia fotosyntezy jak również punkt osiągnięcia całkowitej parastrofii leży przy 10—15 klux, działanie szkodliwe światła rozpoczyna się zatem od intensywności 3—5 razy silniejszych.

LITERATURE

Arnold A., 1931, Der Verlauf der Assimilation von Helodea canadensis unter konstanten Aussenbedingungen, Planta 13: 529—574.

Batalin A., 1874, Über die Zerstörung des Chlorophylls in lebenden Organen, Bot. Ztg. 32: 432—439.

Biebl R., 1940, Weitere Untersuchungen über die Wirkung der α Strahlen auf die Pflanzenzelle, Protopl. 35: 187—236.

Biebl R., 1954, Lichttransmission und Chloroplastenbewegung, Flora 141: 163—177.

Biebl R., 1954, Lichtgenuss und Strahlenempfindiichkeit einiger Schattenmoose, Öster. Bot. Ztschr. 101: 502—538.

Brilliant W. A., 1949, Fotosintiez kak prociess żizniediejatielnosti rastienija, Moskwa. Akad. Nauk SSSR.

Emerson R., 1935, The Effect of Intense Light on the Assimilatory Mechanism of Green Plants and its Bearing on the Carbon Dioxide Factor. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 3: 128—137.

Ewart A. J., 1895, On the Assimilatory Inhibition in Plants, J. Linn. Soc. 31: 364—461.

Fockler H., 1938, Über Einfluss des Lichtes auf die Atmung farbloser und assimilierender Gewebe und seine Rolle beim „funktionellen Sonnenstich", J. wiss. Bot. 87: 45—92.

Germ H., 1931, Untersuchungen über die systrophisehe Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen nach Plasmolyse, Protopl. 18: 260.

Gessner F., 1940, Die Assimilation der Hymenophyllaceaen, Protopl. 34: 102—116.

Goedheer J. C., 1955, Orientation of the Pigment Molecules in the Chloroplast, Biochem. Biophys. Acta 16: 471—476.

Harder R., 1930, Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Aussenbedingungen I., Planta 11: 263—293.

Harder R., 1933, Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Aussenbedingungen. II Das Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen, Planta 20: 699—733.

Holman R., 1930, On Solarisation of Leaves, Univ. of Calif. Publ. 16: 139—151.

Iwanowski D., 1913, Über das Verhalten des lebenden Chlorophylls zum Lichte, Ber. D. Bot. Ges. 31: 600—612.

Küster E., 1910, Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen, Flora 100: 267.

Lepeschkin W. W., 1937, Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod, Protopl. Monogr. 12. Borntraeger. Berlin.

Meyer J. and Burr G. O., 1940, Studies on Photosynthesis. Some Effects of Light of High Intensity on Chlorella, J. Gen. Physiol. 24: 45—58.

Montfort C., 1937, Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt. I. Lichttod und Starklichtresistenz bei Assimilationsgeweben, Jb. wiss. Bot. 84: 1—57.

Montfort C., 1941, Lichtlähmung und Lichtbleichung bei Wasserpflanzen, Planta 32: 121—149.

Montfort C., 1941, Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. Ztschr. F. Naturf. 5. b: 221—226.

Montfort C. und Neydel K. 1928, Zur Beurteilung der „Inaktivierung und des „Zeitfaktors" der Lichtwirkung bei der Assimilation stomatafreier Schatten-Farne, Jb. wiss. Bot. 68: 801—843.

Montfort C. und Zollner G., 1942, Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. Reaktionstypen bei Bestrahlung mit Sonnenlicht, Bot. Arch. 43: 393—460.

Munding H., 1952, Untersuchungen zur Frage der Strahlenresistenz des Chlorophylls in den Chloroplasten, Protopl. 41: 212—234.

Nadson G. et Rochline-Gleichgewicht E., 1928, Apparition des cristaux d'oxalate de calcium dans les cellules végétales sous l'influence de la radiation ultraviolette, Compt. Rend. Soc. Biol. 98: 363.

Noack K., 1925, Photochemische Wirkungen des Chlorophylls und ihre Bedeutung für die Kohlensäureassimilation, Z. Bot. 17: 481—548.

Rabinowitch E. I., 1945, Photosynthesis and Related Processes vol. I. Intersc. Publ. Inc. New York.

Senn G., 1908, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren, Engelmann, Leipzig.

Stålfelt M. G., 1939, Licht- und Temperaturhemmung in der Kohlensäure-assimilation, Planta 30: 384—421.

Steemann-Nielsen E., 1942, Der Mechanismus der Photosynthese, Dansk. Bot. Ark. 11: 1—95.

Steemann-Nielsen E., 1949, A Reversible Inactivation of Chlorophyll in Vivo, Physiol. Plant. 2: 247—265.

Steemann-Nielsen E., 1952, On Detrimental Effects of High Light Intensities on the Photosynthetic Mechanism, Physiol. Plant. 5: 334—344.

Ursprung A., 1917, Über die Stärkebildung im Spektrum, Ber. D. Bot. Ges. 35: 44—69.

Willstätter R. und Stoll A., 1918, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure, Springer, Berlin.

Zurzycki J., 1953, Arrangement of Chloroplast and Light Absorption in Plant Cell, Acta Soc. Bot. Pol. 22: 299—320.

Zurzycki J., 1955, Chloroplast Arrangement as a Factor in Photosynthesis, Acta Soc. Bot. Pol. 24: 27—67.

Zurzycki J., 1955, A Micromethod for Measuring Photosynthesis, Experientia 11: 261—263.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Cinematographic Studies on Phototactic Movements of Chloroplasts

Badania kinematograficzne nad fototaktycznymi ruchami chloroplastów

A. ZURZYCKA and J. ZURZYCKI

1. INTRODUCTION

Cinematographic techniques and the analysis of films are a most effective tool for the study of processes taking place in cells. The method is especially useful in those cases when the researcher is concerned with processes developing relatively slowly. Such is the nature of phototactic movements of chloroplasts and therefore it seemed reasonable to expect that if cinematographic techniques were used in this case more knowledge would be gained primely on the mechanism of these movements. With the exception of one more or less general report (Zurzycki and Zurzycka 1953) concerned mainly with methods and describing the general character of phototactic chloroplast movements in one species only, there are no detailed researches on this problem. The present work was carried out between 1952 and 1955 with the aim of investigating by means of cinematography problems referring to phototactic movements. It was concerned with:

a) the extension of investigations on phototactic movements of chloroplasts to species other than *Lemna trisulca*,

b) investigations on two main phototactic reactions, i. e. epistrophe — parastrophe and parastrophe — epistrophe, as cinematographic techniques have been applied hitherto to the former of the responses only,

c) the effect on the movements of particular chloroplasts, of various physico-chemical factors influencing the course of phototactic reactions (considered in their statistical aspect).

2. MATERIALS AND METHODS

The basic material for the investigations was as before *Lemna trisulca* obtained from a pond in the Botanical Garden of the Jagellonian University and cultivated subsequently in an aquarium. The other species also used for experiments were *Funaria hygrometrica*, *Elodea densa* and

Arabis arenosa. The reactions were filmed with accelerations ranging from 1/2 to 1/1000 (K u h l 1949) according to the rate of the reactions. The negatives were obtained on an irreversible 16 or 35 mm film band. The method followed in analysing the films was the same as already reported in an earlier paper, except that the velocity curves were now plotted in the time — distance system of coordinates.

3. RESULTS

3.1. THE EPISTROPHE-PARASTROPHE REACTION IN VARIOUS SPECIES

3.1.1. *Arabis arenosa*. The leaves of the plants were prepared in the manner described elsewhere (Z u r z y c k i 1955). The light intensity for inducing the reaction was 15000 lux and the acceleration 1/1000 (i. e. one frame per minute). The reaction was relatively slow and the majority of the chloroplasts reached the lateral cell walls only after 1—2 hours. The movements as seen on the screen seem to be a slow and uniform gliding away of chloroplasts to the side walls. The chloroplasts move either radially and symetrically away from the centre or the majority

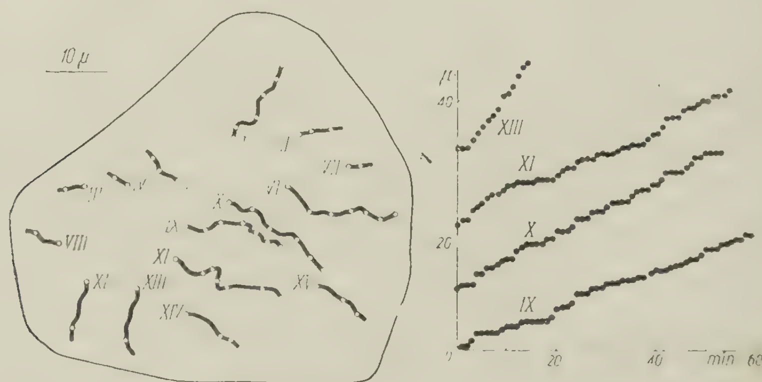


Fig. 1. *Arabis arenosa*. Left, paths traced by chloroplasts in cell. Points mark the position of chloroplast centres at 10 minute intervals. Right, distance — time curve for several chloroplasts.

of chloroplasts lying near the centre move in one direction whereas the others move to the nearest side wall. The analysis of the film revealed that the chloroplast movements begin immediately the light is switched on. The paths traced by the chloroplasts are fairly straight and slightly waved, though, there are no loops and changes of direction. The average velocities of chloroplasts ranged from 0,16 to 1,18 μ/min. The velocities of the particular chloroplasts are too fairly uniform. The mean velocity for 12 chloroplasts in 3 cells was 0,417 μ/min. The highest momentary velocity recorded was 1,6μ/min.

3.1.2. *Funaria hygrometrica.* The movements were filmed with an acceleration of 1/480, i. e. one frame every 30 seconds. Light intensity was 25000 lux. In this case too the movement as seen on the screen gives the impression of a smooth gliding away to the side walls, though the movements are far less regular than in *Arabis arenosa.* The analysis of the film also shows that the paths of the chloroplasts are less regular. Although movements towards the nearest side wall usually predominate, the paths are less straight, but loops are quite exceptional. The velocity of chloroplast movements is not as uniform as in the previous case. Very

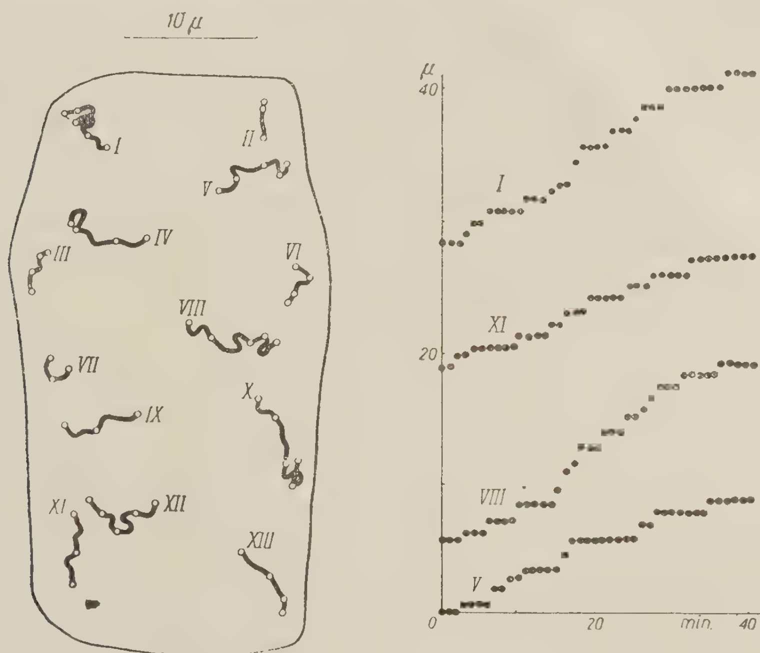


Fig. 2. *Funaria hygrometrica.* Left, paths traced by chloroplasts (points mark positions of chloroplasts at 10 min. intervals). Right, distance — time curve for several chloroplasts.

often during 30 seconds a chloroplast changed its position considerably and remained motionless sometimes even for the next several minutes then it moved rapidly and stopped again. The mean velocity of 16 chloroplasts in 4 cells was 0,245 μ/min. The mean velocities of particular chloroplasts ranged from 0,15 to 0.45 μ/min and the momentary highest velocity was 1,5 μ/min.

3.1.3. *Lemna trisulca.* The detailed characteristic of the chloroplast movements and their changeability will be made further on in this paper. There only as an example the reaction in response to light intensity of 10000 lux is described. It was filmed with an acceleration of 1/80 (one

frame every 5 seconds). As seen on the screen the movements of chloroplasts appear highly entangled and make the impression of a disorderly and directionless escape to the side walls. Only some chloroplasts move without change of direction to the nearest side wall but all the others move about in a disorderly fashion, often changing directions and tracing loops. These movements cease only when the chloroplasts contact a side wall, though in some rare cases chloroplasts already in position on a side wall begin moving again right across the cell to the opposite wall. The

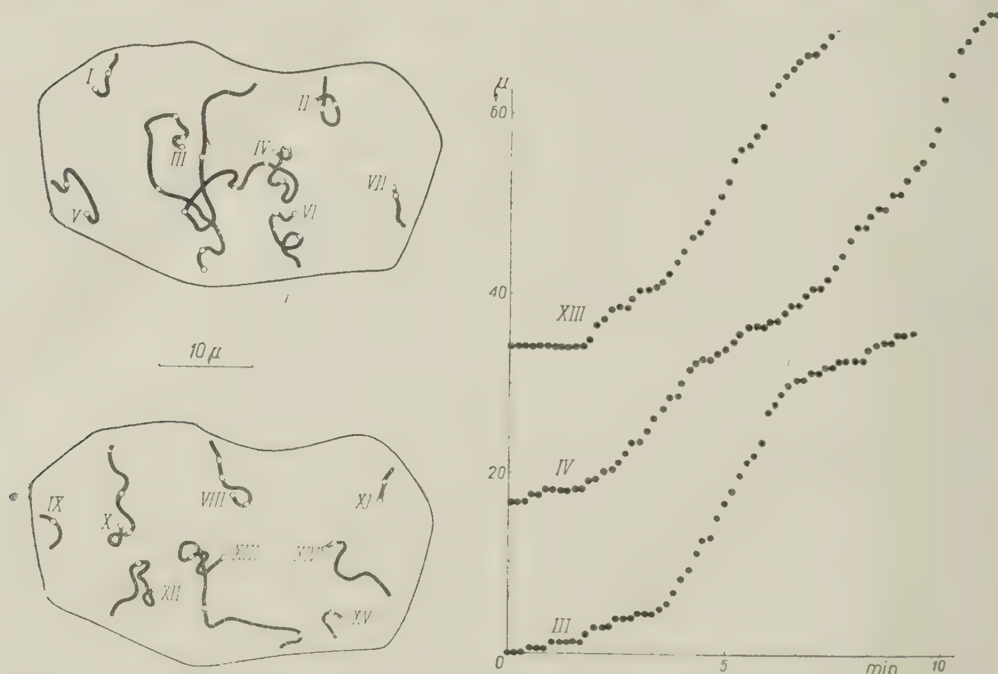


Fig. 3. *Lemna trisulca.* Left, paths traced by chloroplasts (points mark positions of chloroplasts at intervals of 100 sec). Right, distance — time curve for several chloroplasts.

detailed analysis also confirms the high intricacy of the paths and the frequent changes in direction. In many cases the chloroplasts reach not the nearest but indeed, the most distant side wall. The velocity of the movements is also very variable. The mean velocity in the cases examined was 5,41 μ/min, ranging in particular instances from 3,9 to 6,7 μ/min and the highest velocity recorded was 26,4 μ/min.

3.1.4. *Elodea densa.* For the experiments the big cells from the underneath surface of leaves were used. In these cells besides chloroplasts movements also the cytoplasmic streaming is distinctly visible owing to the presence of cytoplasmic granules. This circumstance made a close examination of chloroplast movements very promising as the possibility

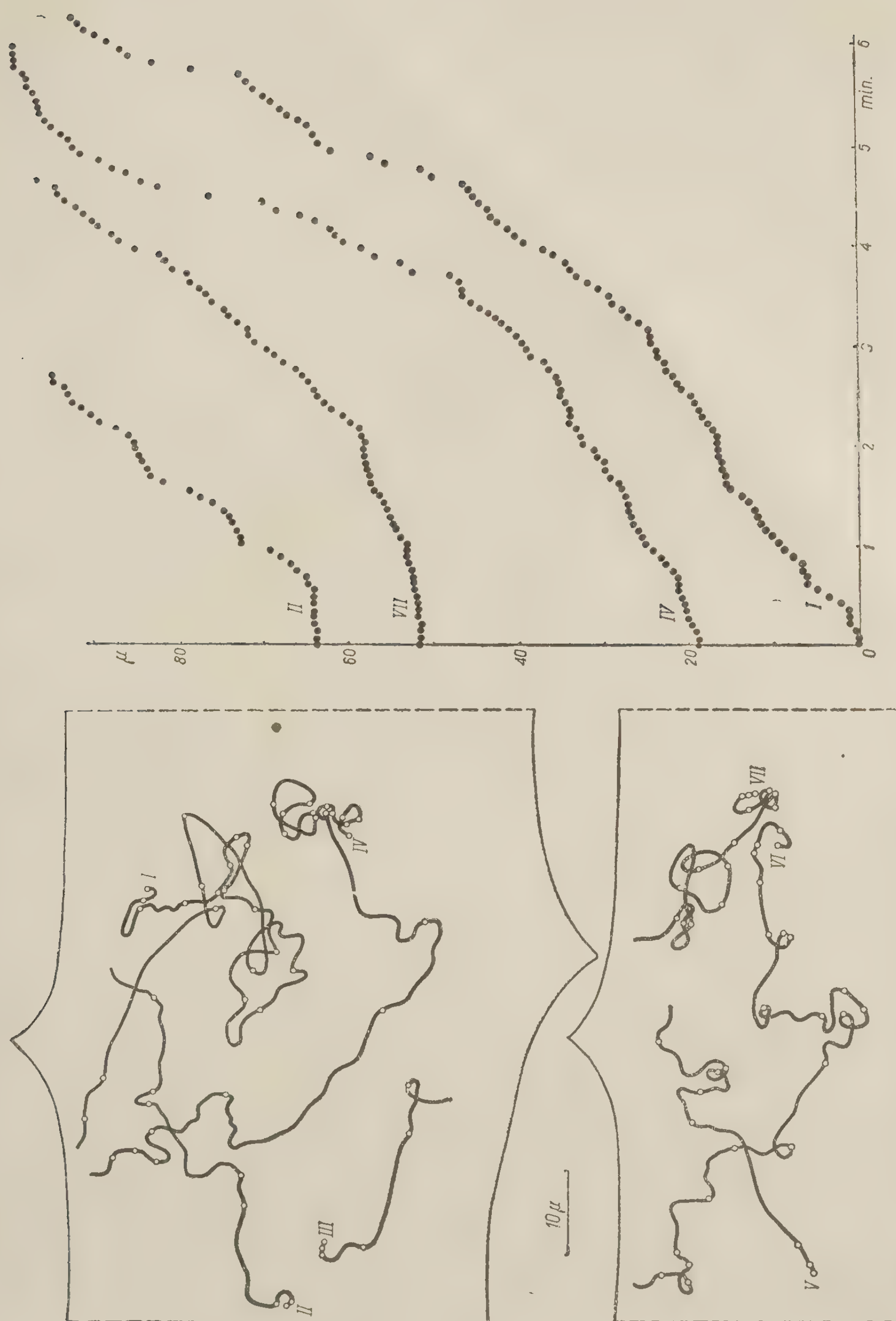


Fig. 4. *Elodea densa.* Left, paths traced by chloroplasts (points mark positions of chloroplasts at intervals of 100 sec.). Right, distance — time curve for several chloroplasts.

arose that if there were a similarity between the cytoplasmic streaming and phototactic chloroplast movements, it would be observed.

In *Elodea densa* the movements of chloroplasts are relatively rapid and consequently they were filmed with an acceleration of 1/16 (exposures at one second intervals) or even of 1/2. Light intensity was 800 lux. In the projection on the screen the movements of chloroplasts make the impression of a disorderly escape. The chloroplasts move on the outer cell wall chaotically over considerable distances and with a distinctly changing velocity. At other times they trace intricate meanders. Very often, especially in the later stages of the reaction, groups of chloroplasts can be seen moving in one direction with approximately uniform velocity. The detailed analysis confirmed the impression from the screen projection. The paths of chloroplasts are very tortuous (fig. 4, where. however only some few chloroplasts are marked in). The velocities are also greatly variable but intervals without any movements at all are an exception. The mean velocity for 15 chloroplasts was 25,02 μ/min, ranging from 19,6 to 29,3 μ/min, and the maximum velocity was 336 μ/min.

The mean and maximum velocities of chloroplasts during the epistrophe-parastrophe reaction in the species examined are shown in Table 1.

Table 1

Species	Mean velocity of chloroplasts μ/min	Maximum velocity of chloroplasts μ/min
Arabis arenosa	0,417	1,6
Funaria hygrometrica	0,245	1,5
Lemna trisulca	5,41	26,4
Elodea densa	25,02	336,0

As a general conclusion it can be said that both the velocity and the character of chloroplast movements in their escape to the side walls is highly variable and depends on the species used for observations. The mean velocity of chloroplast movements ranged from 0,1 to 30,0 μ/min, and during the short lasting peaks could even reach 300 μ/min. The transient maximum velocities of chloroplasts exceeded the mean velocity by as much as 3—5 times (*Arabis, Funaria* and *Lemna*) or even 6—8 times (*Elodea*).

On the whole the slower the chloroplasts move the less complex and more regular are their paths, though, this is not a rule without exception. The different character of chloroplast movements in the various objects can be correlated neither with the size of chloroplasts and cells nor with their anatomical structure. Probably, the character of chloroplast movements is a specific trait peculiar for every species.

3.2. VARIABILITY OF CHLOROPLAST MOVEMENTS DURING THE EPISTROPHE-PARASTROPHE REACTION IN *LEMNA TRISULCA*

A detailed analysis of films obtained at various times and for a wide of experimental conditions shows that the velocity of chloroplast movements varies greatly. This variability is well illustrated by the mean velocities of chloroplasts in the different cells which range from 0,48 to 7,4 μ/min. However at some one stage of the vegetative season and in strictly established conditions plants from one population display fairly constant velocities of chloroplasts. For instance the velocities recorded

on June 18, 1952 were	7,2	7,6	7,4	7,1	mean 7,3 μ/min
on Sept. 9, 1955 were	1,29	1,46	1,22	1,43	mean 1,395 μ/min

From a closer inspection of chloroplast movements it appears that in the case of the epistrophe — parastrophe reaction in *Lemna trisulca* the velocity of chloroplasts depends primely on two factors: light intensity causing the reaction and the physiological state of the plants. As has been

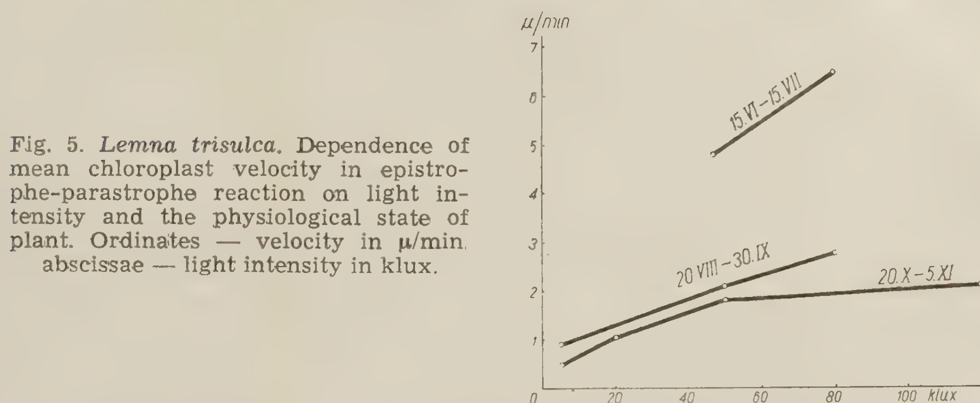


Fig. 5. *Lemna trisulca.* Dependence of mean chloroplast velocity in epistrophe-parastrophe reaction on light intensity and the physiological state of plant. Ordinates — velocity in μ/min. abscissae — light intensity in klux.

demonstrated elsewhere the latter factor changes distinctly during one vegetative season (Zurzycka and Zurzycki 1953). The mean chloroplast velocities obtained from numerous experiments carried out at various seasons and for various light intensities are shown in Fig. 5. It follows from these curves that the velocity of chloroplast movements is highest in the spring and summer but drops distinctly in autumn and late autumn. At all seasons the velocity is relatively low, when the light intensity bringing out the response is low, and increases as light becomes stronger. The important conclusion of a methodological significance which emerges from these results is, that a series of several experiments and control observations must be carried out approximately the same time of the vegetative season and with the same material. The absolute values obtained for the velocities of chloroplasts are of relative significance,

whereas only the values obtained in respect to the control have a fundamental significance for the characteristic of chloroplast movements in the epistrophe — parastrophe reaction.

The patterns traced by chloroplasts do not change greatly, with the exception of the reactions produced by very weak light but this will be mentioned later. The paths are in some instances less and in others more complicated, their intricacy being fairly variable, but no differences of direction are noticeable. This variability in the intricacy of the patterns can be correlated neither with the stages of the vegetative season nor with the rate of the movements.

3.3. VARIABILITY OF MOVEMENTS IN THE COURSE OF THE PARASTROPHE-EPISTROPHE REACTION

The return of the chloroplasts from the side to the outer wall of the cells takes place in a somewhat different manner. As seen on the screen it makes the impression of a steady gliding of chloroplasts along straight

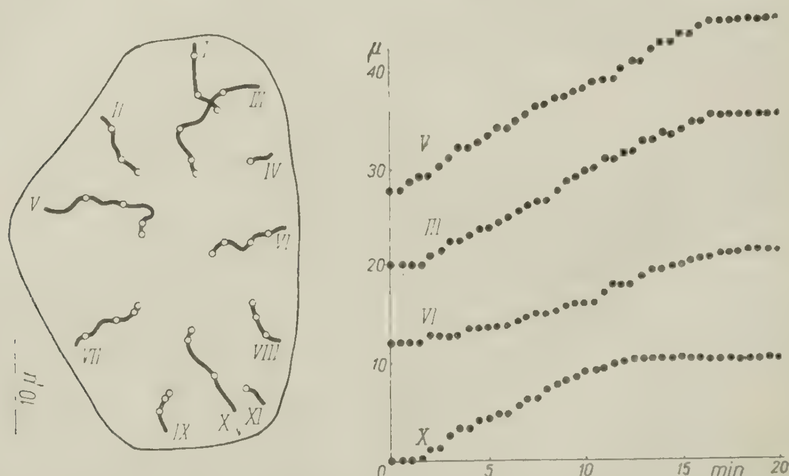


Fig. 6. *Lemna trisulca*, the parastrophe-epistrophe reaction. Left, paths traced by chloroplasts (points mark positions of chloroplasts at 5 min. intervals). Right, distance-time curve for several chloroplasts.

lines from the side walls to the centre of a cell. The analysis shows that the paths are not quite straight but wave somewhat, though, they are far more direct and regular than in the case of the epistrophe — parastrophe reaction (Fig. 6).

The velocities too are much more constant and do not change so distinctly as in the opposite reaction. This applies also to the mean velocities of chloroplast movements which at the same time are lower than in the epistrophe-parastrophe reaction, more constant and less variable. Thus,

the mean velocities of chloroplasts range within limits of 0,5 to 1,0 μ/min and seem to depend only very slightly on the intensity of light and the physiological state of the plants, the two factors which affect so strongly the considerable variability in the epistrophe — parastrophe reaction.

3.4. MORPHOLOGICAL TYPES OF PHOTOTACTIC MOVEMENTS

The cinematographic techniques and the analysis of variability in the chloroplast movements in the course of the epistrophe — parastrophe and parastrophe-epistrophe reactions have made it possible to distinguish two morphological types of chloroplast movements in *Lemna trisulca*. The characteristic features of the two reaction types are compared in Table 2.

Table 2

	Type I characteristic for the epistrophe-parastrophe reaction	Type II characteristic for the parastrophe-epistrophe reaction
The paths of chloroplasts	Intricate, usually in meanders, frequent changes in direction	Less complicated, slightly wavy, no changes in direction
Velocity	Variable, frequent intervals without movements	More steady
Influence of external factors on velocity	Very distinct	Hardly any

Type I is characteristic for the epistrophe-parastrophe reaction, whereas, type II for the parastrophe-epistrophe one. .

In fig. 7 the cycle epistrophe-parastrophe-epistrophe is shown, the reactions taking place directly one after the other in one cell. In several instances it was possible to identify the same chloroplasts in both reactions. From the velocity curve it appears that the same chloroplast moves in the two successive reactions along different paths and with various velocities.

However, it has been observed that in some rare cases the epistrophe-parastrophe reaction may develop according to type II, while the parastrophe-epistrophe reaction according to type I. The statistical aspect of the conditions prevailing in this respect is shown by Table 3 which gives the corresponding percentages for film records of 96 epistrophe-parastrophe and 33 parastrophe-epistrophe reactions. In the Table only the percentages of reactions following the patterns of type I and II are

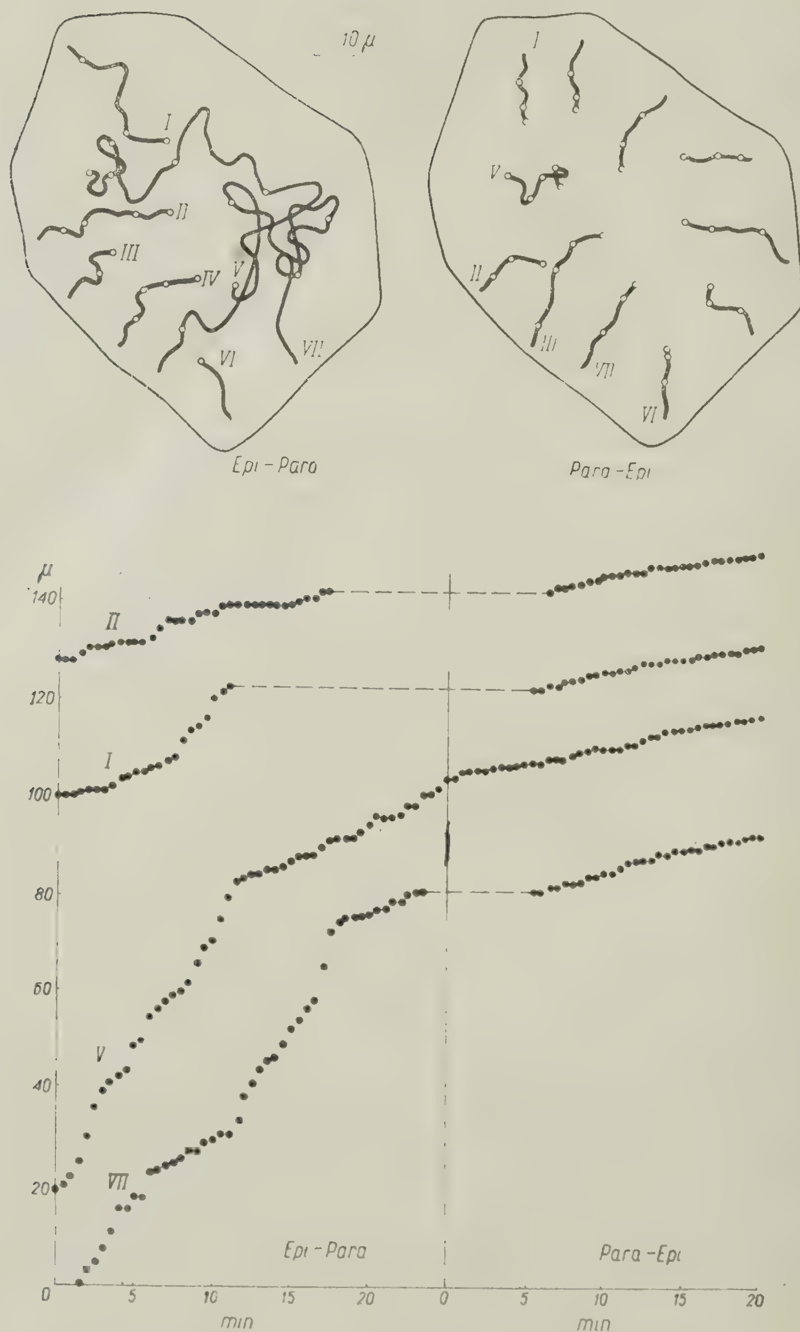


Fig. 7. *Lemna trisulca*. Left, course of the epistrophe-parastrophe reaction (above — points at 5 min. intervals, below distance - time curve). Right the parastrophe-epistrophe reaction in the same cell (above — points at 5 min. intervals, below — distance - time curve).

given, the percentage of reactions of intermediate character between the two types are not included.

Exceptions from the typical course in the epistrophe-parastrophe reaction are observed almost exclusively when the reaction is in response to relatively weak light (e. g. 5000 lux). Deviations from type II in the parastrophe-epistrophe reaction are observed under the influence of potassium ions and histidine.

Table 3

	Type I	Type II
Epistrophe — parastrophe reaction	78,1%	13,5%
Parastrophe — epistrophe reaction	9,2%	87,8%

Similar, though far less pronounced morphological differences were observed in *Funaria hygrometrica*. In the leaf cells of this moss the paths of chloroplasts in the epistrophe-parastrophe reaction were more intricate, and straighter in the opposite reaction (Fig. 8). It therefore seems probable that the two morphologically different types of movements are not associated with one species but are of a more general nature, characteristic too for phototactic reactions of other species.

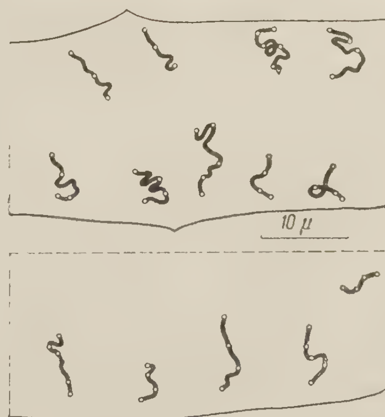


Fig. 8. *Funaria hygrometrica.* Paths of chloroplasts in the epistrophe - parastrophe reaction (above) and the parastrophe-epistrophe reaction (below). Points at 10 min. intervals.

3.5. INFLUENCE OF PHYSICO-CHEMICAL FACTORS ON THE PHOTOTACTIC MOVEMENTS OF CHLOROPLASTS

Hitherto statistical techniques were used in researches on the influence of physico-chemical factors on phototactic movements of chloroplasts.

Cinematographic techniques were used in the study of this problem in order to compare earlier results with the data on the dynamics of the movement of particular chloroplasts in cells acted upon with different physico-chemical factors.

3.5.1. *Light.* It was shown in an earlier paper that the epistrophe-parastrophe phototactic reaction proceeded more rapidly when the light was stronger than when the light was weaker (Zurzycka and Zurzycki 1953). To obtain a better interpretation of the results then obtained the course of the phototactic response has been once again examined with both statistical and cinematographic techniques for light intensities of 150, 500, 5000, 20000, 50000 and 120000 lux. The data assembled in Table 4 illustrate the results obtained for a light intensity range of 5000 to 120000 lux, i. e. for intensity limits causing parastrophe.

Table 4

Light intensity	Mean time of phototactic reaction	Mean velocity of chloroplasts	Variability in velocity on single chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts
5000 lux	11,6 min	0,443 μ/min	0,21—0,43 μ/min	21%
20000 ,,	11,4 ,,	1,037 ,,	0,68—1,64 ,,	49%
50000 ,,	9,05 ,,	1,76 ,,	1,30—2,06 ,,	83%
120000 ,,	8,8 ,,	2,12 ,,	1,29—3,50 ,,	100%

It is to be noted as a general conclusion that the rate of the reaction as obtained with the statistical method increases together with light intensity. There are no significant differences in the times of reactions only in light intensities of 5000 and 20000 lux. The observations were made on autumn material and this explains the relatively small differences in the times of reactions and also the relatively small velocities of chloroplasts. The mean velocities of chloroplasts in the investigated light intensities differ between themselves far more than the times of reactions. The nature of the differences in the mean velocities of the particular chloroplasts indicates the significance of these differences. The particular chloroplasts move with a fairly uniform velocity diverging only slightly from the mean value which is proportional to the increase in light intensity similarly as is the time of reaction.

On the other hand, the paths of the chloroplasts in light intensities of 50000—120000 lux are very similar, highly intricate and it is difficult to notice any differences between them. For light intensity of 5000 lux.

however, the reactions proceed along the morphological type II (gliding) in all 5 cases observed. This explains why in spite of the much lower velocity the time of the reaction at 5000 lux differs little from that at 20000 lux because the straighter and shorter paths compensate the lower velocity.

The return parastrophe-epistrophe reaction was observed at light intensities of 150 and 500 lux and generally speaking its course conforms with the type II morphological pattern. Both the rate of the reaction and the velocity of chloroplasts are far less dependent on external factors. In the case of experiments at low light intensity of 150 lux the chloroplasts moved somewhat less rapidly, but the material examined was not large enough so that the conclusions it implies cannot be regarded as definite.

It has already been pointed out that the parastrophe-epistrophe reaction is far less dependent on the vegetative season. This is clearly illustrated by the table below listing the velocities of chloroplast movements in the epistrophe-parastrophe and parastrophe-epistrophe reactions at various vegetative stages. The reactions were filmed at light intensities of 50000 and 500 lux respectively.

Table 5

Time of the year	Velocity of chloroplasts in the epistrophe - parastrophe reaction (50000 lux)	Velocity of chloroplasts in the parastrophe - epistrophe reaction (500 lux)
July 1954	4,95 μ/min	0,90 μ/min
September 1955	2,50 ,,	0,75 ,,
November 1955	1,75 ,,	0,78 ,,

3.5.2. *Temperature*. In an ealier investigation the authors (Zurzycka and Zurzycki 1950) demonstrated that the phototactic reactions of chloroplasts had various courses at different temperatures. It was found that whereas the epistrophe-parastrophe reaction was very clearly correlated with temperature and its rate greatly increased together with rising temperature, the parastrophe-epistrophe reaction was, within limits of error, independent of temperature for a wide range of temperatures! In the present investigation the course of the reactions and the velocity of chloroplasts were observed at temperatures of 10, 20 and 30^{0}C. The observations were made on a uniformly heated table (Bajer and Molè-Bajer 1953), the temperature being regulated by a flow of water from a Höppler ultrathermostat. The results for both reactions are summarized in Table 6.

Table 6

Temperature	Time of epistrophe-parastrophe reaction	Mean velocity of chloroplasts in epistrophe-parastrophe reaction	Relative velocity in epi-para reaction	Time of parastrophe-epistrophe reaction	Mean velocity of chloroplasts in para-epi reaction
10°	22,2 min	0,67 μ/min	50,8%	—	—
20°	11,3 „	0,98 „	76,5%	7,9 min	0,74 μ/min
30°	7,8 „	1,28 „	100,0%	6,7 „	0,78 „

Simultaneously to the rise of temperature the time of epistrophe-parastrophe reaction is greatly reduced and the much velocities of chloroplasts increase. In the parastrophe-epistrophe reaction a rise in temperature by 10°C affects neither the rate of the reaction nor the mean velocity of chloroplasts. A detailed analysis shows that there are no significant differences in the patterns of the chloroplast paths. It is thus to be concluded that in the case of the epistrophe-parastrophe reaction the differences in the rate of reactions caused by temperature are due to the different velocities with which the chloroplasts move. In the case of the parastrophe-epistrophe reaction the velocity of chloroplast movements is independed of temperature and for this reason the rate of the reaction remains unaffected.

3.5.3. *The influence of calcium and potassium ions.* In the course of earlier work (Zurzycka and Zurzycki 1951) it was found that the ions of some metals, by changing the viscosity of the cytoplasm had different effects on phototactic reactions. The epistrophe-parastrophe reaction is strictly related with the viscosity of the cytoplasm, whereas there is no such relation in the case of the parastrophe-epistrophe reaction. In the course of the present work only the experi-

Table 7

	Epistrophe — parastrophe reaction			Parastrophe epistrophe reaction		
	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts
K^+	7,0 min	3,70 μ/min	185%	—	0,73 μ/min	99%
Control	8,6 „	2,00 „	100%	5,7 min	0,74 „	100%
Ca^{++}	15,8 „	0,95 „	47.5%	6,2 „	0,80 „	108%

ments with calcium and potassium salts were repeated as these two salts have an entirely opposite influence on the viscosity of the cytoplasm. The experimental procedure was the same as that described earlier, i. e. the experimental material was immersed for six hours prior to observa-

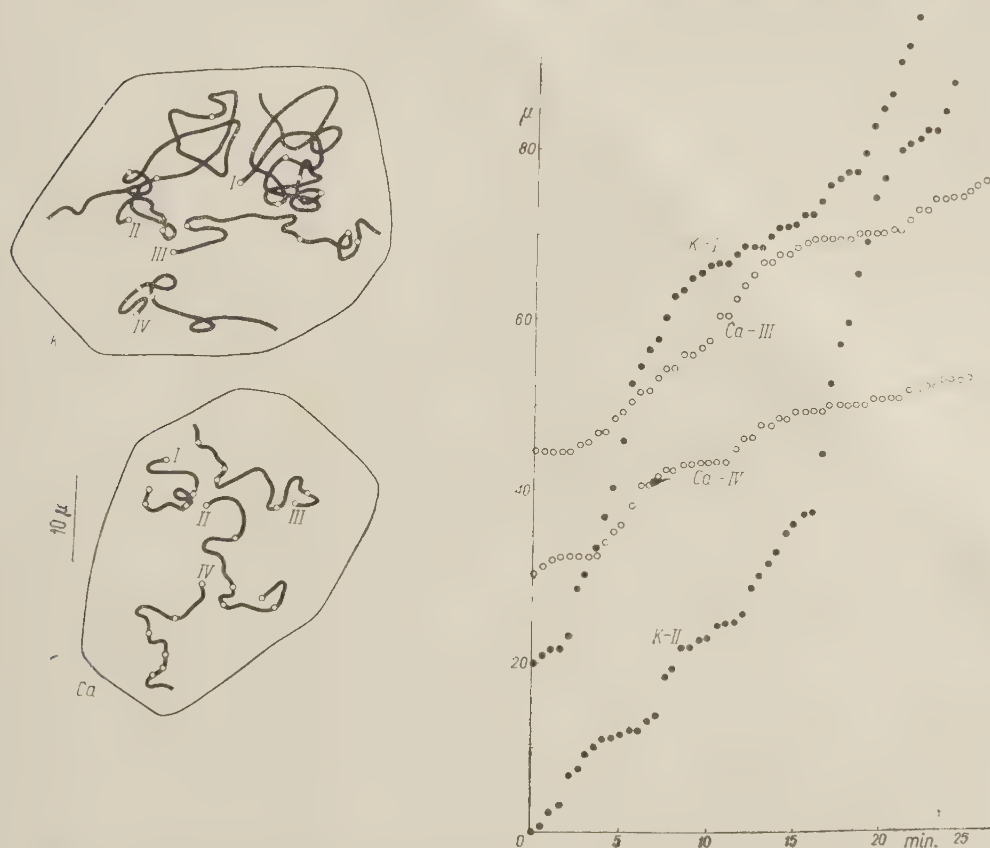


Fig. 9. *Lemna trisulca*. Course of the epistrophe-parastrophe reaction in the presence of calcium and potassium ions. Left, paths of chloroplasts (points at 5 min. intervals). Right, distance — time curve.

tion, in a solution of calcium or potassium salt. The reactions were filmed at 50000 lux. The changes in the rate of the reaction and in the velocity of chloroplasts are illustrated by the data in Table 7.

These results support once again the earlier results. Calcium ions by increasing the viscosity of the cytoplasm slow down considerably the rate of the epistrophe-parastrophe reaction and potassium ions by liquefying the cytoplasm accelerate the reaction. The ions have a similar effect on the velocity of chloroplast movements, but the acceleration or retardation of chloroplasts as measured on the screen is much greater than the results obtained from statistical analyses (almost twice as great).

Also the paths traced by chloroplasts are very different. Under the influence of potassium ions they are even more complicated and tortuous and consequently longer, whereas under the influence of calcium the chloroplasts they move along straighter paths and do not describe loops, their paths being more related to type II. The pattern traced by chloroplasts under the influence of calcium or potassium ions is shown in Fig. 9.

Table 8

	Epistrophe-parastrophe reaction			Parastrophe-epistrophe reaction		
	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts
Control	9,5 min	1,75 μ/min	100%	8,4 min	0,76 μ/min	100%
Histidine	7,8 min	2,30 ,,	132%	6,9 min	0,91 ,,	120%

The tortuous paths of chloroplasts under the influence of potassium ions has an opposite effect as the increased velocity and consequently the chloroplasts remain much longer in the flat position. However, the greater velocity is the predominant factor and therefore the reaction as a whole is accelerated. In the case of calcium ions the reduced velocity of chloroplasts is counteracted by the straighter paths, but here again the former factor predominates and consequently the whole reaction is prolonged. In the course of the parastrophe-epistrophe reaction the paths of chloroplasts do not deviate from the pattern in the controls. There was only one exception when under the influence of potassium ions the paths of the chloroplasts were sufficiently tortuous to qualify them as type I. The velocity of chloroplasts during the parastrophe-epistrophe reaction in solutions of calcium and potassium salts is exactly the same as in the controls and there is therefore no change in the rate of the reaction.

3.5.4. *Histidine.* Unpublished results from experiments on the mechanism of phototactic movements indicate that some aminoacids accelerate both the epistrophe-parastrophe and the parastrophe-epistrophe reactions. To illustrate this effect experiments on phototactic reactions in histidine solutions were repeated. Prior to observations the material was placed for 20 minutes in a histidine solution, the concentration being 10^{-2} m/l. The results of the analyses are summarized in Table 8.

As is apparent from the above data the movements of chloroplasts in the reaction epistrophe-parastrophe are accelerated and consequently the time of the reaction is shortened. The accelerated velocity and the

shorter time of the reaction are also observed in the parastrophe-epistrophe reaction which is a most remarkable effect in view of the fact that this reaction is relatively independent of external conditions. Histidine causes the paths of chloroplasts to be even more complicated than

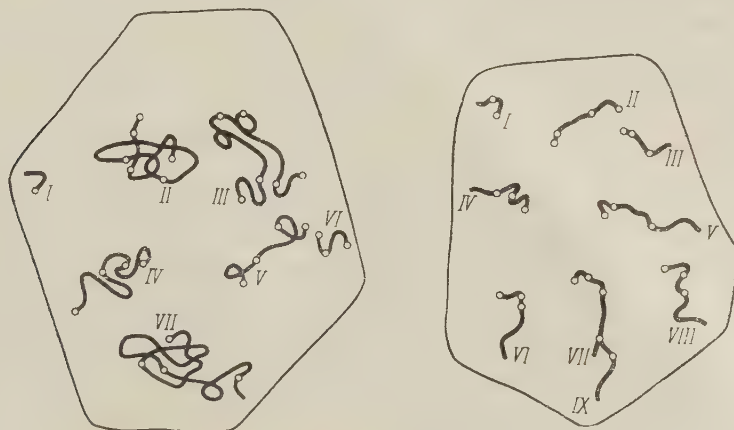


Fig. 10. *Lemna trisulca.* Paths of chloroplasts in the epistrophe-parastrophe reaction (left) and the parastrophe-epistrophe reaction (right) in the presence of histidine. Points at 5 min. intervals.

in the control material. The same effect is obtained too in the case of the parastrophe-epistrophe reaction so that frequently (in 35% of cases) the pattern of chloroplast movements is morphologically of type I.

3.5.5. *Hydroxylamine.* When investigating the influence of enzymatic inhibitors of photosynthesis on the phototactic movements of chloroplasts it was found that such a typical inhibitor of photosynthesis as hydroxylamine, in concentrations of 10^{-2} m/l had no influence on the epistrophe-parastrophe reaction, but entirely inhibited the opposite reaction. In the latter case the chloroplasts remain on the side walls, although the intensity of light corresponds to the flat arrangement of chloroplasts. In the present experiments this property of hydroxylamine has been confirmed. The rate of the reactions and the velocity of chloroplasts in cells acted upon with hydroxylamine are presented in Table 9.

The time of reaction, the velocity and the paths of chloroplasts in the epistrophe-parastrophe reaction show no significant differences in respect to the controls. On the other hand in the parastrophe-epistrophe reaction the percentage of chloroplasts in the initial position does not change and the chloroplasts which had previously remained on the outer walls move a little but without any specified direction.

Table 9

	Epistrophe-parastrophe reaction			Parastrophe-epistrophe reaction		
	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts
Control	8,6 min	2,00 μ/min	100%	5,7 min	0,74 μ/min	100%
Hydroxylamine	8,0 „	2,12 „	106%		0,15 „	203%

3.5.6. *Phenylurethan.* The unpublished results obtained in the course of an investigation on the influence of narcotics on phototactic movements of chloroplasts show that phenylurethan in 5 mmol concentration retards considerably the epistrophe-parastrophe reaction, whereas in the case of the parastrophe-epistrophe reaction it acts similarly as hydroxylamine by inhibiting completely the return of chloroplasts to the flat position The analysis of the cinematographic record of the behaviour of chloroplasts at this concentration of phenylurethan shows a correlation between the results of the statistical method and the movements of particular chloroplasts. This is illustrated by Table 10.

Table 10

	Epistrophe-parastrophe reaction			Parastrophe-epistrophe reaction		
	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative velocity of chloroplasts	Time of reaction	Mean velocity of chloroplasts	Relative veloc.ty of chloroplasts
Control	9.5 min	2,10 μ/min	100%	7,2 min	0,84 μ/min	100%
Phenylurethan	37,0 „	0,28 „	16%		0 „	0%

The paths of chloroplasts during the epistrophe-parastrophe reaction do not differ from those in the controls, whereas in the opposite reaction the chloroplasts remain motionless.

3.5.7. *Return of chloroplasts after centrifugation.* By centrifugation all the chloroplasts are forced into one part of the cell and after centrifugation is stopped they return to their normal position. It was demonstrated by D i a n n e l i d i s (1950) that ethyl ether inhibits the return

of centrifugated chloroplasts. As both ethyl ether and phenylurethan inhibit the phototactic response of chloroplasts, it seems possible that the mechanism governing the return of centrifugated chloroplasts may be similar to the mechanism of phototactic movements. Because of this the return of centrifugated chloroplasts was studied by means of cine-

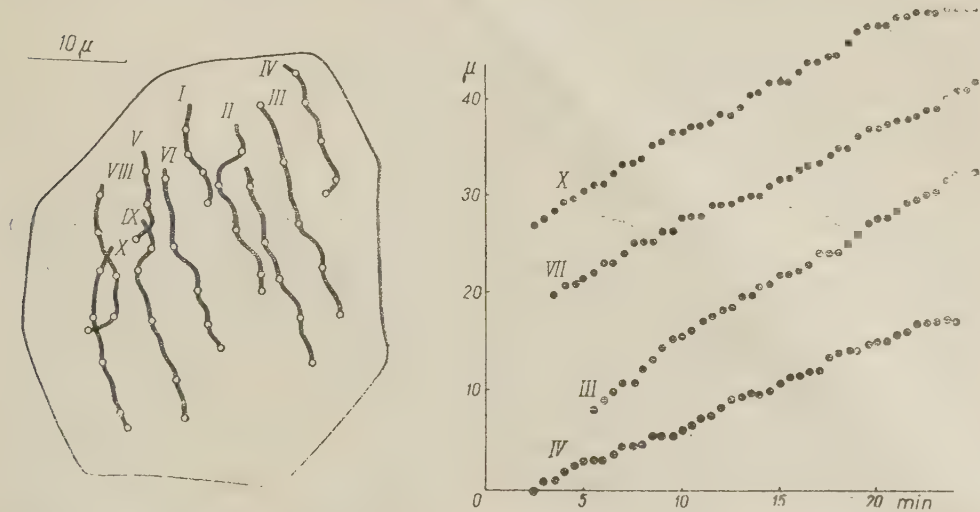


Fig. 11. *Lemna trisulca.* Displacements of chloroplasts in weak light (500 lux) after centrifugation. Left — paths of chloroplasts (points at 5 min. intervals). Right, distance-time curve.

matography both in weak (500 lux) and strong (50000 lux) light. The return of chloroplasts in faint light as seen on the screen appears as a slow uniform gliding of the chloroplasts in one direction. The analysis of the film record shows that the paths of chloroplasts are almost straight,

Table 11

Kind of movement	Mean velocities in various cells			Mean velocity
Epistrophe — parastrophe reaction	0,845	0.624	0,801 μ/min	0.760 μ min
Return after centrifugation	0,866	0,782	0,750 „	0,798 ..

slightly wavy and nearly parallel. The pattern of these paths resemble the phototactic movements of type II characteristic for the parastrophe-epistrophe reaction. The velocity of the movements is highly uniform and in this respect the return of chloroplasts differs from the morphological type II. At the same time it is very remarcable that the velocities

of the returning chloroplasts are exactly the same as the velocities in the parastrophe-epistrophe reaction. The similarities of chloroplast velocities in the parastrophe-epistrophe reaction and in the return after centrifugation are compared in Table 11.

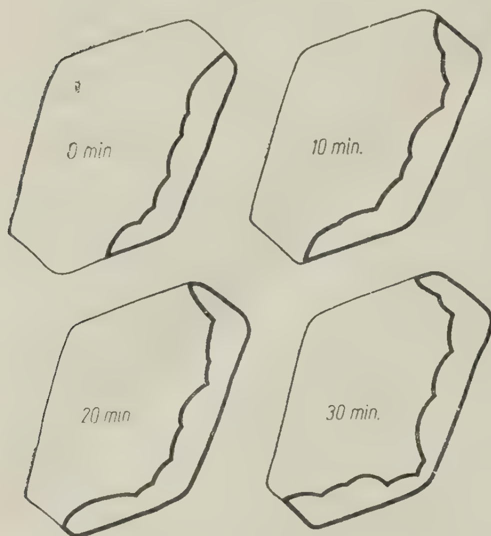


Fig. 12. *Lemna trisulca*. Displacement of chloroplasts in strong light (50000 lux) after centrifugation. Successive diagrams show chloroplast arrangements at 10 min. intervals.

If after centrifugation the chloroplasts are subjected to strong light then there is no return to the outer cell walls. Instead, after some time the chloroplasts arrange themselves around the cell by moving along the side walls without changing their profile arrangement.

3.6. THE DYNAMICS OF THE MOVEMENTS OF INDIVIDUAL CHLOROPLASTS

The cinematographic analysis makes possible a detailed investigation of particular chloroplasts. Some of details obtained in this manner throw a new light on the mechanism of chloroplast movements. The most valuable in this respect were the observations on *Elodea densa* and the experiments on the effects of physico-chemical factors. At this stage of work some facts were established on the margin of the investigations described above making possible a better understanding of the phototactic chloroplast movements.

3.6.1. *Relation of the size of chloroplasts to the velocity of movements.* It has been found in the course of studies on phototactic movements of chloroplasts in various species that the differences in the velocity of these movements cannot be explained by the differences in the size of chloroplasts. However, the circumstances are quite different when the velocity of movements and the size of chloroplasts in one species are con-

sidered. In one of the filmed cells of *Lemna trisulca* marked differences in the size of neighbouring chloroplasts were observed. When the velocities of these chloroplasts were analyzed it was found that the smaller ones moved much faster than the larger. This is shown in Table 12.

Table 12

Chloroplast	Diameter in μ	Mean velocity in μ/min
1.	7,8	1,2
2.	7,4	1,9
3.	5,2	3,7
4.	5,4	3,5

Inasmuch as these chloroplasts were in the direct neighbourhood of one another and on the whole moved in concordant directions it can be assumed that the conditions influencing them were the same and consequently their velocity can be associated with their size. However, in general the differences in the size of chloroplasts in *Lemna trisulca* are much smaller than in this special case and it is very difficult to note any such correlation in other cells.

3.6.2. *Changes in the direction of chloroplast movements in Lemna trisulca*

When a chloroplast is assymmetric or its starch grain is located eccentrically it is easy to see whether it pivots on its axis while changing the direction of movement. Already in the course of earlier work it was found that sometimes a chloroplast may spin round in the course of forward

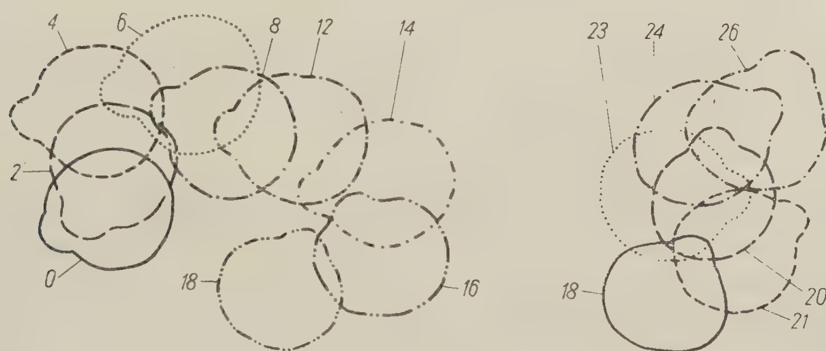


Fig. 13. *Lemna trisulca*. Movements of an asymmetric chloroplast (the starch grain is not at the centre) in the epistrophe-parastrophe reaction. Numbers 2, 4, 6, etc. mark the position of the chloroplast after 200, 400, 600 etc. seconds.

motion. An example of a chloroplast with an eccentric starch grain changing the direction of its movement is shown in Fig. 13. As can be seen the chloroplast moves at first with the side where there is no starch in front, but when the direction changes it moves backwards without spinning round. The spin does not take place till when the chloroplast is moving

3.6.3. *Correlation between cytoplasmic and chloroplast movements in Elodea densa*

The movements taking place inside *Elodea* cells were filmed with an 100 x immersion objective and 10 x eyepiece and small acceleration (1/2) This made possible a study of chloroplast movements on the background of the motion of the granulosities in the cytoplasm. An example showing these movements is illustrated by fig. 14. The full results from analyses of the relation between the streaming of the cytoplasm and the phototactic chloroplast movements will be reported elsewhere, nevertheless,

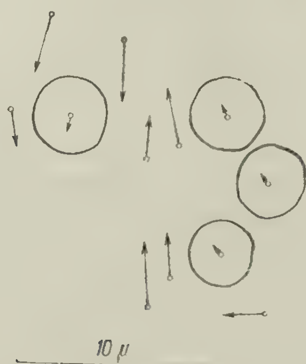


Fig. 14. *Elodea densa*. Movements of chloroplasts and of the cytoplasmic granulosities. Arrows mark the direction and the distance travelled in 1 second.

it is already apparent that three most remarquable facts have been revealed with the cinematographic technique:

a) The direction of chloroplast movements is usually concordant with the direction of the movements of the surrounding cytoplasm.
b) The chloroplast movements are slower — ofter much slower — than the cytoplasmic movements.
c) The highest velocities of chloroplasts at the temporary peaks agree with the mean velocity of the cytoplasmic movements.

3.6.4. *Agreement in the direction of the movements of particular chloroplast in the cells of Lemna trisulca*

During the epistrophe — parastrophe reaction the paths traced by chloroplasts are absolutely chaotic. However, when the vectors of the temporary velocitites are plotted it appears that they are so directed as if there were in the cell currents going in one, constantly changing di-



Fig. 15. *Lemna trisulca.* Temporary directions of chloroplast movements in the epistrophe-parastrophe reaction. ○→ marks the position of a chloroplast centre and the direction of its movement in the next 5-10 seconds. Continuous lines accentuate the common directions for various chloroplasts. The course of the reaction in this cell is shown in fig. 3.

rection. Sometimes the direction of these currents changes very decisively. Fig. 15 illustrates the directional currents in a cell of *Lemna trisulca* recorded at intervals of 5 or 10 minutes.

4. DISCUSSION

Analyses of phototactic chloroplast movements in *Arabis arenosa, Funaria hygrometrica, Lemna trisulca* and *Elodea densa* show that the differences in these movements can be classified into two groups: a) the different complexity of paths traced by chloroplasts in various species and b) the different velocities of chloroplast movements.

Usually the simpler paths are associated with the smaller or medium velocities of chloroplast movements. This effect is apparent also in the cells of one species. The parastrophe-epistrophe reaction in *Lemna tri-*

sulca is characterized by straighter paths and lower velocities of the chloroplasts, whereas the greater tortuousness of the paths in the opposite reaction is accompanied by a rise in the velocities of chloroplast movements.

In the case of the two phototactic reactions (epistrophe-parastrophe and parastrophe-epistrophe) in *Lemna trisulca*, which have been investigated in considerable details two reaction types may be distinguished on the basis of the evidence assembled from cinematographic records.

Type I is characteristic for the epistrophe-parastrophe reaction which begins with the flat arrangement of chloroplasts natural for dim light. Morphologically this type is characterized by the highly tortuous paths and the changeable velocities of the particular chloroplasts. The physiological characteristic of this reaction type is its dependence, in respect to both the rate of the reaction and the velocity of the chloroplasts, on numerous external factors such as the intensity of light, temperature, metal ions, histidine and the physiological state of the plants.

Type II is characteristic for the parastrophe-epistrophe reaction in which the chloroplasts return from the profile arrangement induced by strong light to a flat one. The characteristic features of this reaction are the gliding and slower movements of the chloroplasts, the more uniform velocity and the relatively straighter paths. Both the course of the whole reaction and the velocity of chloroplast movements are here greatly independent from the action of external factors and the influence of the physiological state of the plant.

Movements of type II sometimes occur in the epistrophe-parastrophe reaction under the influence of factors altering the physiological state of the cytoplasm or the rapidity of chloroplast movements (e. g. under the influence of calcium ions or not very strong light). On the other hand, reactions of type I occur sometimes, though less frequently, in the parastrophe-epistrophe reaction e. g. under the influence of potassium ions or histidine.

In view of this difference in the behaviour of chloroplasts in response to various external factors it seems probable that the mechanism of both phototactic types is different.

By comparing the results obtained for *Lemna trisulca* and *Elodea densa* it appears that the mechanism of the epistrophe-parastrophe reaction may be associated with the streaming of the cytoplasm. This explanation is supported by the following evidence.

a) It has been found by comparing directly the movements of the cytoplasm and chloroplasts in *Elodea densa* that the directions of chloroplast movements and of the cytoplasmic streaming are concordant at

a given time and part of the cell, but the chloroplasts move much more slowly. Although, the temporary peak velocities of chloroplasts may equal the mean velocity of the cytoplasmic movements, no instance has been recorded where the former was greater than the later.

b) In *Lemna trisulca* no direct correlation can be demonstrated between the chloroplast movements and cytoplasmic streaming as the cytoplasm in this plant is highly homogenous and consequently hardly visible. Evidence for the existence of plasmatic currents of a similar nature as the streaming of the cytoplasm in *Elodea* is provided by plotting the vectors of chloroplast movements at a given moment. From the vector it appears that in chloroplast movements there are short lasting „currents" of variable directions. Plasmatic currents in *Funaria hygrometrica* of the kind today defined as cytoplasmic streaming was reported already by Knoll (1908) and Boresch (1914). The former of these writers even stressed the possible connection of these currents with the phototactic movements in *Funaria*.

c) The increased velocity of chloroplasts under the influence of factors liquefying the cytoplasm indicates that chloroplast movements are facilitated by more liquid and less viscous medium.

d) The spinning of chloroplasts which is not necessarily associated with the change of direction also supports the hypothesis that the chloroplasts move with the cytoplasmic currents. On the other hand these observations contradict an earlier hypothesis on phototactic movements according to which the chloroplasts are passively pulled by cytoplasmic fibres.

The parastrophe-epistrophe reaction seems to be less related with the streaming of the cytoplasm but rather with relaxation of the stresses produced in the cytoplasm under the influence of strong light. This explanation is supported by the following evidence.

a) The velocity of the chloroplast movements when they return from the profile to the flat arrangement is exactly the same as their velocity when they return after centrifugation when the fibres of the cytoplasm stretched by the action of the centrifugal force contract.

b) The reaction is inhibited by factors liquefying excessively the cytoplasm and consequently disturbing its structure (hydroxylamine, phenylurethan).

c) The relatively straight paths of the chloroplasts during the reaction.

d) The independence of the velocity of chloroplasts in their return from external conditions.

The results obtained in the course of the present investigation throw some light on the mechanism of phototactic chloroplast movements.

Dynamic plasmatic structures such as fibres, meshworks etc. have been observed in the cells of many plants which have chloroplasts adapted to phototaxis (Knoll 1908, Boresch 1914). On the other hand, it has been found that in these plants strong light reduces the viscosity of the cytoplasm (Voerkel 1934 on *Funaria hygrometrica,* Virgin 1952 and 1954 on *Elodea densa*). Light strong enough to produce parastrophe causes immediately a drop in the viscosity of the cytoplasm (Virgin 1954) and consequently a relaxation of the plasmatic fibres. As a result photodinesis (Schweickerdt 1928) begins or the cytoplasmic streaming is intensified. The chloroplasts are released from the fibres which held them in place and start moving chaotically together with the currents of cytoplasmic streaming prevailing at the moment. In the shaded portions of the cells on the side walls (Senn 1909) the destruction of the cytoplasmic fibres is less extensive. When the chloroplasts in the course of their random movements finally reach these places they are arrested there. The final effect of this process is the complete displacement of chloroplasts to the side walls, i. e. parastrophe.

The drop in the viscosity of the cytoplasm causes too an ununiform distribution of the cytoplasm in the cell and consequently produces intracellular stresses similar to those caused by centrifugation. When the light intensity drops the stresses are equalized by the contraction of the stretched out plasmatic fibres. This contraction causes a passive movement of chloroplasts in the cell, i. e. in epistrophe.

This explanation has so far the nature of a work hypothesis only and it will be the aim of future research work to check its assumptions and if it proves correct to develop it further.

5. SUMMARY

1. Cinematographic techniques were used for studying phototactic chloroplast movements in several plant species, the changeability of these movements in *Lemna trisulca* and the effect of physico-chemical factors on the dynamics of these movements.

2. Various species displayed differences in the character of phototactic movements referring both to the complexity of the paths and the average velocities of chloroplasts. In connection with this trait the species can be arranged in a sequence according to the increasing complexity of the paths chloroplasts (*Arabis arenosa, Funaria hygrometrica, Lemna trisulca, Elodea densa*). On the whole the more tortuous paths are associated with greater velocity of chloroplast movements. The mean chloroplast velocities are as follows: in *Arabis arenosa* 0,417 μ/min, in *Funaria hygrometrica* 0.245 μ/min. in *Lemna trisulca* 5,41 μ/min., in *Elodea densa* 25,02 μ/min.

3. In *Lemna trisulca* two morphological types of phototactic reactions are observed: a) the type characteristic for the epistrophe-parastrophe reaction (tortuous paths, velocity greatly variable and affected

by external conditions and the physiological state of the plant ranging from 0,5 to 7,4 μ/min), and b) type characteristic for the parastrophe-epistrophe reaction (paths rather straight, velocity fairly constant ranging from 0,6 to 1,0 μ/min). Moreover, in the latter case the velocity is far less dependent on external factors and the physiological state of plants. The return of chloroplasts after centrifugation is analogous to the response of type II.

4. Several observations referring to the dynamics of chloroplast movements are reported in a) connection with the relation between the size of the chloroplasts and the velocity of their movements, b) the pivoting of chloroplasts round their axis when the direction of movement changed, c) the correlation between cytoplasmic streaming and chloroplast movements, and d) the periodic changes in the direction of chloroplast movements.

5. On the basis of the results a work hypothesis is attempted for explaining the mechanism of phototactic movements. According to this reactions of type I (epistrophe-parastrophe) are associated with the streaming of the cytoplasm, whereas those of type II (parastrophe — epistrophe) are associated with the equalizing of stresses arising in the cytoplasm under the influence of strong light and the subsequent contraction of the cytoplasmic fibres.

Laboratory of Plant Physiology,
Jagellonian University, Kraków
(Entered 25.VI.1956)

STRESZCZENIE

Praca niniejsza wykonana w latach 1952—1955 miała na celu opracowanie przy pomocy metody kinematograficznej trzech problemów z dziedziny ruchów fototaktycznych chloroplastów, a mianowicie:

A. Rozszerzenie badań nad przebiegiem ruchów fototaktycznych chloroplastów na inne obiekty niż opisana poprzednio *Lemna trisulca*.

B. Zbadanie dwu zasadniczych reakcji fototaktycznych: epistrofia-parastrofia i parastrofia-epistrofia. Dotychczasowe badania kinematograficzne, wykonane przez autorów, dotyczyły wyłącznie pierwszej z tych reakcji.

C. Poznanie wpływu różnych czynników fizykochemicznych, które wywierają działanie na przebieg reakcji fototaktycznych (traktowanych statystycznie) na ruchy indywidualnych chloroplastów.

A. Przy pomocy metody kinematograficznej zbadano przebieg reakcji epistrofia-parastrofia u *Arabis arenosa, Funaria hygrometrica, Lemna trisulca* i *Elodea densa*. Obserwacje obrazów na ekranie oraz dokładna analiza dróg i szybkości poszczególnych obiektów pozwoliły na ustalenie średnich szybkości ruchów chloroplastów. Wynoszą one dla: *Arabis arenosa* 0,417 μ/min, *Funaria hygrometrica* 0,245 μ/min, *Lemna trisulca* 5,41 μ/min i *Elodea densa* 25,02 μ/min. Maksymalne szybkości chwilowe przekraczają szybkość średnią 3—5 x (*Arabis, Lemna, Funaria*) a nawet 6—8 x (*Elodea*). Drogi chloroplastów u *Arabis arenosa* są stosunkowo proste, zwykle lekko faliste, bez pętli, zwrotów i zmian kierunku. U *Funaria hygrometrica* analiza wykazuje charakter ruchów podobny jak u *Arabis arenosa*, ale drogi są bardziej powyginane, pętle dróg należą natomiast do rzadkości. Obserwuje się często okresy stabilizacji, a potem pokony-

wanie w krótkim czasie dużych odcinków drogi. U *Lemna trisulca* ruch chloroplastów jest bardziej zawiły i wygląda na ekranie jak bezładna i bezkierunkowa ucieczka, kończąca się ustaleniem chloroplastów na ścianach bocznych. Tylko niektóre chloroplasty zachowują kierunek ruchu ku najbliższej ścianie bocznej, inne poruszają się bezładnie, często zmieniając kierunek ruchu i opisując pętle. U *Elodea densa* chloroplasty wędrują po górnych ścianach komórek chaotycznie, z wybitnie zmienną szybkością, drogi ich ruchu są długie, często tworzą zawiłe pętle.

Zarówno szybkość jak i charakter dróg chloroplastów są więc w wysokim stopniu zależne od rodzaju badanego obiektu. Na ogół im mniejsza jest szybkość poruszania się chloroplastów, tym bardziej proste i regularne są ich drogi.

B. Badania nad przebiegiem reakcji epistrofia-parastrofia i parastrofia-epistrofia u *Lemna trisulca* pozwoliły na wyróżnienie dwu typów morfologicznych reakcji. Typ I (epistrofia-parastrofia) charakteryzują drogi zawikłane, zwykle z pętlami i częstymi zmianami kierunku i szybkości chloroplastów zmienne (0,48—7,4 μ/min.), z częstymi długimi okresami zastoju. Wpływ czynników zewnętrznych na ten typ ruchu jest bardzo wyraźny. Typ II (parastrofia-epistrofia) charakteryzują drogi znacznie prostsze, lekko faliste, bez zmian kierunku. Na ekranie ruch robi wrażenie równomiernego wpływania chloroplastów ze ścian bocznych na górną. Szybkości chloroplastów są bardziej stałe (wahania w zakresie 0,5 do 1,0 μ/min). Czynniki zewnętrzne wywierają na drugi typ ruchów wpływ znikomy.

Analiza zmienności ruchów typu I pozwoliła na ustalenie ważnego metodycznego faktu, mianowicie, że szybkość ruchów zależy także od stanu fizjologicznego rośliny. Szybkość ruchu chloroplastów jest największa w okresie wiosennym, a wartość jej zmniejsza się wyraźnie w okresie jesiennym i późno-jesiennym. Stąd wynika konieczność przeprowadzania serii doświadczeń (wraz z kontrolą) w danym okresie sezonu wegetacyjnego i na tym samym materiale. Ustalono bowiem, że w takim wypadku szybkości ruchów chloroplastów mają wartości bardzo stałe.

C. Zbadano przy pomocy metody statystycznej i kinematograficznej wpływ szeregu czynników fizykochemicznych na ruchy fototaktyczne chloroplastów.

Ś w i a t ł o. Zakres badanych intensywności światła mieścił się w granicach 150—120000 luksów. Stwierdzono, że szybkość reakcji epistrofia-parastrofia obliczona metodą statystyczną wzrasta wraz z intensywnością światła. Średnie szybkości chloroplastów w zbadanych intensywnościach różnią się między sobą w sposób daleko wybitniejszy niż czasy reakcji. Drogi ruchów poszczególnych chloroplastów w zakresie 50000—120000 luksów są bardzo podobne. Tylko w stosunkowo słabym świetle (5000 luksów) następuje pewne uproszczenie dróg.

T e m p e r a t u r a. Wraz ze wzrostem temperatury (badania przeprowadzano w 10°, 20° i 30°C) ulega skróceniu czas reakcji epistrofia-parastrofia, podobnie ze wzrostem temperatury wzrastają i średnie szybkości chloroplastów. Drogi ruchu nie różnią się między sobą.

J o n y w a p n i a i p o t a s u. Jony wapnia, zwiększające lepkość plazmy, obniżają znacznie szybkość reakcji epistrofia-parastrofia, jony potasu, działające upłynniająco na plazmę, przyspieszają tę reakcję. Podobne zjawisko obserwujemy i w odniesieniu do szybkości chloroplastów.

Drogi chloroplastów, w wypadku działania jonami wapnia, są bardziej wyprostowane i bez pętli, pod wpływem jonów potasu są bardziej skomplikowane.

H i s t y d y n a. Szybkość ruchu chloroplastów w reakcji epistrofia-parastrofia ulega zwiększeniu pod działaniem histydyny.

H y d r o k s y l a m i n a. W jednej z prac poprzednich stwierdzono. że hydroksylamina, będąca typowym inhibitorem fotosyntezy, nie wywiera wpływu na przebieg reakcji epistrofia-parastrofia. W niniejszych badaniach właściwość ta została potwierdzona — szybkość chloroplastów a także charakter ich dróg nie wykazują żadnych istotnych różnic w porównaniu z kontrolą.

F e n y l u r e t a n wyraźnie opóźnia przebieg reakcji epistrofia-parastrofia, co znajduje swój wyraz w znacznym obniżeniu szybkości ruchu chloroplastów.

W reakcji parastrofia-epistrofia, w jej przebiegu, szybkości chloroplastów i charakterze ich dróg nie obserwujemy żadnych zmian w odniesieniu do kontroli. Tylko pod wpływem histydyny występuje niewielki (o 20%) wzrost szybkości chloroplastów oraz skomplikowanie ich dróg.

Obserwacje nad dynamiką ruchu chloroplastów pozwoliły na powiązanie mechanizmu reakcji epistrofia-parastrofia z ruchem ślizgowym protoplazmy. Za taką koncepcją przemawiają fakty następujące:

a) Bezpośrednie porównanie ruchu protoplazmy i chloroplastów u *Elodea densa* wykazało, że kierunki ruchu chloroplastów są zgodne z kierunkami ruchu ślizgowego protoplazmy w danym momencie i w danej części komórki, przy czym chloroplasty poruszają się znacznie wolniej. Ich maksymalna szybkość chwilowa może dorównywać średniej szybkości ruchu protoplazmy, lecz nie obserwowano nigdy, aby ją przewyższała.

b) Na istnienie podobnych prądów protoplazmatycznych u *Lemna trisulca* wskazuje fakt, że wykreślając aktualne kierunki ruchu chloroplastów metodą wektorów, uwidaczniamy w komórkach *Lemna* krótkotrwałe, zmienne co do kierunku „prądy" w ruchu chloroplastów.

c) Zwiększenie szybkości chloroplastów pod wpływem czynników upłynniających protoplazmę wskazuje na łatwiejsze poruszanie się chloroplastów w mniej lepkim ośrodku.

d) Stwierdzenie faktu, że obrót chloroplastów nie zawsze jest skorelowany ze zmianą kierunku ruchu, przemawia również za hipotezą poruszania się chloroplastów z prądem plazmy.

Reakcja parastrofia-epistrofia wydaje się być związana nie tyle z ruchem ślizgowym plazmy, ile ze zwolnieniem napięć wywołanych w protoplazmie przez działanie silnego światła, ponieważ:

a. Szybkość powrotu chloroplastów z pozycji profilowej do płaskiej jest identyczna jak szybkość obserwowana przy powrocie odwirowanych chloroplastów (średnia szybkość chloroplastów w reakcji epistrofia-parastrofia 0,760 μ/min, szybkość powrotu chloroplastów po odwirowaniu 0,799 μ/min).

b. Reakcja ta zostaje wstrzymana przez czynniki upłynniające w zbyt wysokim stopniu protoplazmę i zaburzające w ten sposób jej strukturę (hydroksylamina, fenyluretan).

c. Przy reakcji tej mamy stosunkowo proste drogi.

d. Szybkość ruchu chloroplastów w wysokim stopniu jest niezależna od czynników zewnętrznych.

LITERATURE

Bajer A. and Molè-Bajer J., 1953, Influence of extreme temperatures on mitosis in vivo I. *Hymenophyllum*, Acta Soc. Bot. Pol. 22: 267—298.

Boresch K., 1914, Über fadenförmige Gebilde in den Zellen von Moosblättern und Chloroplastenverlagerung bei *Funaria*, Z. f. Bot. 6: 131—172.

Diannelidis Th., 1950, Plastiden-Rückverlagerung nach Zentriefugierung und Narkose, Protoplasma 39: 244—250.

Knoll F., 1908, Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung, Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. I: 1227—1241

Kuhl W., 1949, Die technischen Grundlagen der kinematischen Zellforschung. Springer, Berlin.

Schweickert H., 1928, Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*, Jahrb. f. wiss. Bot. 68: 79—134.

Senn G., 1909, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren Leipzig.

Virgin H. I., 1949, The Relation between the Viscosity of the Cytoplasm, the Plasma Flow and the Motive Force. An Experimental Study, Physiol. Plant. 2: 157—163.

Virgin H. I., 1952, An Action Spectrum of the Light Induced Changes in the Viscosity of Plant Protoplasm. Physiol. Plant. 5: 575—582.

Virgin H. I., 1954, Further Studies of the Action Spectrum for Light Induced Changes in the Protoplasmic Viscosity of *Helodea densa*, Physiol. Plant. 7: 343—353.

Voerkel H., 1934, Untersuchungen über die Phototaxis der Chloroplasten. Planta 21: 156—205.

Zurzycka A. and Zurzycki J., 1950, The influence of temperature on the phototactic movements of chloroplasts, Acta Soc. Bot. Pol. 20: 665—680

Zurzycka A. Zurzycki J., 1951, The influence of some metalic ions on the phototactic movements of chloroplasts, Acta Soc. Bot. Pol., 21: 113—124.

Zurzycka A. and Zurzycki J., 1953, Studies on the phototactic movements of chloroplasts I, Acta Soc. Bot. Pol. 22: 667—678.

Zurzycki J., 1955, A new object for investigation on the phototactic chloroplast movements, Acta Soc. Bot. Pol. 24: 417—419.

Zurzycki J. and Zurzycka A., 1953. Cinematographic method of chloroplast movements analysis, Acta Soc. Bot. Pol. 22: 679—687.

Zurzycki J. and Zurzycka A., 1955, Influence of some catalyst poisons on phototactic movements of chloroplasts, Acta Soc. Bot. Pol. 24: 663—674.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Further Researches on *Pseudomonas extorquens* Bassalik — A Microorganism Utilizing Oxalic Acid

L. JANOTA

The first fundamental work on bacteria capable of breaking down oxalates was published in 1913 by K. Bassalik who isolated from the excreta of earth-worms a new species of bacteria and described the morphological and physiological properties of these microorganisms which he named *Bacillus extorquens*. The species was the only one among 90 others which utilized oxalates rapidly and completely. Two other species also utilized oxalates but the breakdown was not complete.

In recent years the list of microorganisms capable of breaking down oxalic acid has been greatly enlarged but usually the process is not fully completed. Bhat and Barker (1948) succeeded in isolating a species of bacteria capable of breaking down oxalates which they named *Vibrio oxaliticus*. Khambata and Bhat (1953, a, b) reported the presence in the intestines of earth-worms of as yet undescribed bacteria utilizing oxalates, *Pseudomonas oxalaticus* and *Bacterium oxalaticum*. The ability to decompose oxalates is exhibited too by Streptomycetes (Khambata and Bhat, 1954) and *Mycobacterium lacticola* (Khambata and Bhat, 1955). Other bacteria breaking down oxalates were described by Jayasuriya (1954, 1955) and Stárka (1955).

All these reports indicate that the ability to utilize oxalates is much more common than has been believed at first. The microorganisms breaking down oxalates may be quite distant systematically and because of this the problems involved in their metabolism and primely in the metabolism of oxalic acid are of special interest. In 1949 the authoress (Janota, 1950) succeeded in isolating bacteria which in all respects were exactly similar to *Bacillus extorquens* isolated and investigated by Bassalik. According to Bergey's classification system *Bacillus extorquens* is defined as *Pseudomonas extorquens*. It was found that in accordance with Bassalik's report the bacteria were capable of binding inorganic carbon dioxide (Janota, 1956). The present investigations have been concerned in defining at what dilutions of the bacteria *Ps. extorquens* the rate with which oxalates are utilized is highest.

TWO DIFFERING FRACTIONS OF THE CENTRIFUGATED BACTERIAL MASS

In the experiments the strain *Ps. extorquens* isolated by the authoress in 1949 was used. This strain resembled exactly the strain isolated by Bassalik in 1909.

Ps. extorquens was cultivated on a liquid culture medium containing in every litre of distilled water:

0.5 g. of K_2HPO_4
0.1 g. of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$
0.02 g. of $FeSO_4 \cdot 7H_2O$
0.3 g. of NaCl
1.4 g. of $(COO)_2(NH_4)_2 \cdot H_2O$

pH of the medium was $\backsim$ 7 and the temperature $28^0 \pm 2^0$C.

A careful macroscopic inspection of the bacteria separated by centrifugation from the culture medium after three days of cultivation revealed that the mass of bacteria was not uniform. It consisted primely of yellow-brown clots and of a smaller amount of a pink precipitate. The former of these fractions will be referred to here as fraction Z and the latter as fraction R.

The fractions were very difficult to separate because when centrifugation was more rapid (4000 r.p.m.) only a part of fraction R was precipitated at the bottom of the test tube, whereas, part of it remained mixed with fraction Z. To obtain nearly complete separation it was necessary to centrifuge the cultures slowly (1000 to 2000 r.p.m.) several times and then wash the fraction Z. Moreover, it was difficult to divide the fraction Z itself and when some of the bacteria from that fraction had to be placed in another vessel the yellow-brown clots had to be torn apart with two needles. When placed in a test tube with distilled water the clots lay loosely at the bottom and when shaken rose in the water which remained quite clear. Not quite clear water proved that the fractions had not been separated accurately.

After centrifugation fraction R was obtained in the form of a very fine pink precipitate adherring to the bottom of the test tube. When shaken the bacteria formed a uniform suspension in which the intensity of the pink colouring depended on the amount of bacteria present. Microscopically the appearance of bacteria from both fractions differred in no respect.

In preliminary experiments the percentage of water in both fractions was established. It was found that in fraction Z the proportion of water was 94 per cent, whereas in fraction R it was 85 per cent. These results are the mean from three measurements the deviation being $\pm$ 2 per cent.

In the course of further experiments only the wet mass of bacteria was determined directly but from the above mean water contents of the dry mass of bacteria was computed.

RELATIONSHIP BETWEEN THE UTILIZATION OF OXALIC ACID BY FRACTIONS Z AND R

The bacteria were cultivated for three days on a liquid medium of the same composition as stated above at a temperature of 28°C, they were then centrifuged to separate the fractions Z and R. After separation bacteria from each fraction were divided into batches of known weight and every batch was placed in a separate Erlenmeyer flask containing each 25 ml. of the medium of the same composition as before. The initial amount of ammonium oxalate was the same in all experiments with an accuracy of ± 0.1 mg. The bacteria were left standing in the culture medium for 24 hours at 28°C and after this time the amount of the oxalate broken down was determined by titrating the medium with a solution of permanganate. The bacteria were transplanted on the medium in amounts corresponding to from 3.5 to 31 mg. of the dry mass. In the course of experiments it was found that there was no relation between the amount of the oxalate utilized and the amount of inoculated bacteria. This was true in the case of both fractions Z and R. On the other hand when the amount of the oxalate utilized was compared to some fixed unit amount of inoculated bacterial mass (in this case the amount was 10 mg. of dry mass) it was found that the rate of the breakdown increased as the amount of inoculated bacteria decreased. The increase was not great at first but then it became very rapid (fig. 1). For instance from the results obtained for the yellow fraction it appeared that when a batch of bacteria corresponding to 30.6 mg. of dry mass was inoculated it utilized in 24 hours only 12.2 mg. of oxalate which made only 4 mg. of oxalate for every 10 mg. of the dry bacterial mass. On the other hand, an amount corresponding to 12 mg. of the dry yellow mass utilized in the same conditions 14.8 mg. of the oxalate which amounted to 12.3 mg. of oxalate for every 10 mg. of the dry mass. It follows therefore that by reducing the amount of inoculated bacteria by 2.5 times the intensity of oxalate breakdown is increased 3 times. By further reducing the amount of the inoculated material this proportion will be further increased.

When comparing the rate at which oxalate was utilized by the fractions Z and R it was found that for small amounts of inoculated material fraction R used more oxalate than fraction Z, whereas, for large amounts of inoculated material this relation was reversed.

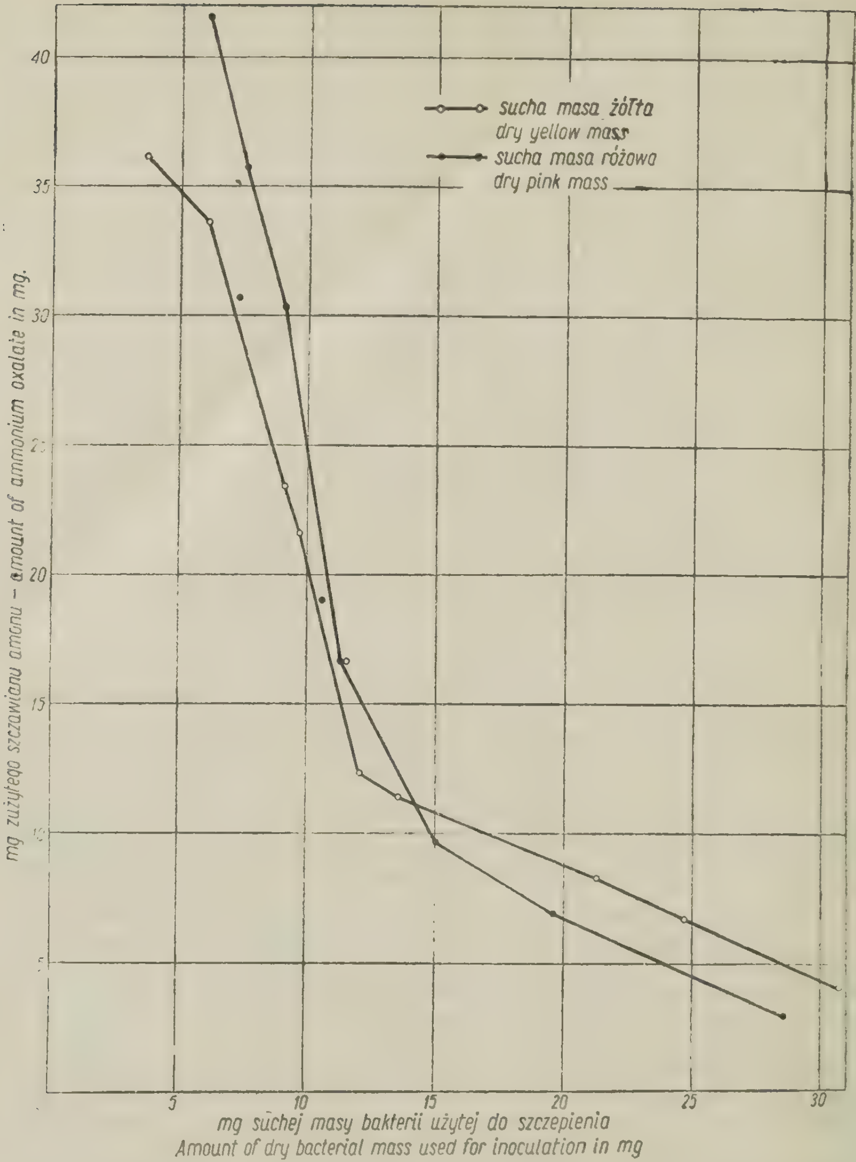


Fig. 1. Amounts of ammonium oxalate utilized by 10 mg. of dry mass of bacteria in relation to the amounts of inoculated material. Time 24 hours, temperature 28°C.

RELATION BETWEEN THE RATE OF UTILIZATION OF OXALATE AND THE DILUTION OF BACTERIA IN THE CULTURE MEDIUM

In the course of further experiments an attempt was made at finding the reason for the lack of relationship between the amount of oxalate utilized and the amount of inoculated bacteria. The first supposition was that some toxic products of the bacterial metabolism were introduced to

the medium with large amounts of inoculated bacteria, but this was rejected from lack of evidence (repeated washing of the bacteria did not increase the amount of oxalate utilized). Consequently, it was decided to define the conditions under which the rate of oxalate breakdown was constant regardless of the amount of inoculated bacteria. Fraction R, as

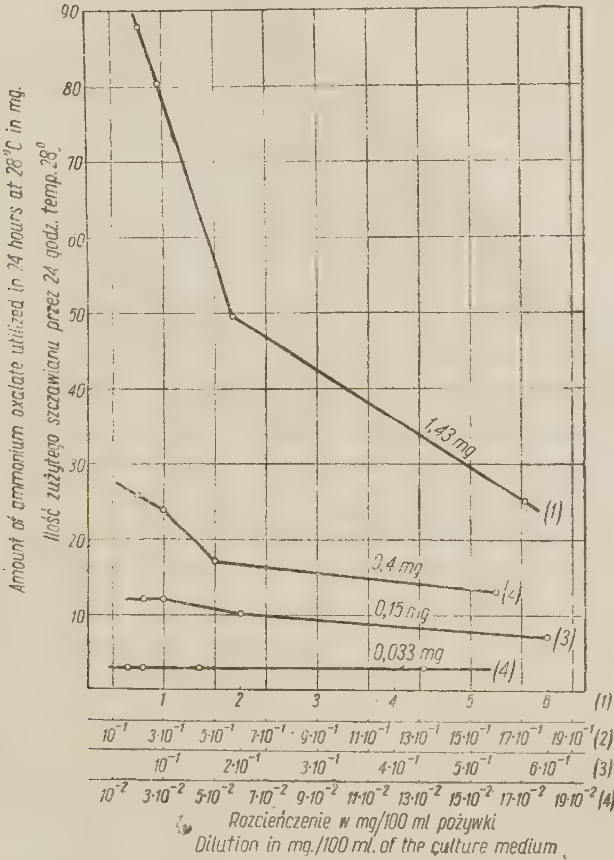


Fig. 2. Relationships between the utilization of oxalate by *Ps. extorquens*, the dilution of bacteria (mg. of the dry mass of pink fraction in 100 ml. of the culture medium) and the absolute amount of inoculated material.

Four scales are marked on the horizontal axis. Scale (1) corresponds to curve (1), scale (2) to curve (2) etc. The numbers alongside the curves denote the absolute amounts of the bacteria used for inoculation in the given experiment (in mg. of dry mass)

the most convenient, was used for these experiments because it could be prepared as a uniform suspension. The bacteria from three-day cultures were separated by centrifugation and a suspension was made in small amounts of water. The suspension was then filtered through a 3G4 Schott's filter. Fraction R passed through the filter, whereas, fraction Z did not. Another suspension was then made of the bacteria from fraction R and this after stirring was added in varying amounts to different

quantities of the liquid culture medium. The composition of the medium was the same as in the first part of the investigation. The amount of oxalate utilized was determined after 24 hours. In the first experiment the amount of bacteria inoculated in every flask corresponded to 1.43 mg. of dry mass and the amounts of the medium were such that the resulting dilutions were 5.7, 1.9, 0.71 mg./100 ml. In the second experiment the amount of inoculated bacteria corresponded to 0.4 mg. of dry mass and the dilutions were 1.6, 0.5, 0.3, 0.2 mg./100 ml. In the third experiment the amount of bacteria for inoculation in every flask was 0.15 mg. of dry mass and the resulting dilutions were 0.6, 0.2, 0.1, 0.075 mg./100 ml Finally, in the fourth experiment the amount of bacteria inoculated in every flask corresponded to 0.033 mg. of dry mass and the dilutions obtained were 0.132, 0.044, 0.022, 0.0165 mg./100 ml. The results of all the four experiments are shown in fig. 2 where the relationships existing between the utilization of oxalate, the dilution of bacteria and the absolute amount of the inoculated material are demonstrated. It was found that for dilutions greater than 10^{-1} mg. of dry mass of bacteria in 100 ml. of the culture medium the breakdown of oxalate was dependent not on dilution but on the absolute amount of the inoculated material only (curves 3 and 4). In these dilutions the relation between the oxalate utilized and the amount of inoculated bacteria is nearly directly proportional $(0.033 : 0.15 \approx 3 : 12)$. At concentrations higher than 10^{-1} mg. of dry bacterial mass in 100 ml. of the culture medium the amount of oxalate utilized by some one given amount of bacteria is smaller the greater the concentration of bacteria in the medium (curves 1,2, and 3).

DISCUSSION

One of the results obtained in the course of this investigation is the separation of the bacteria *Ps. extorquens* into two fractions with the same physiological ability of utilizing oxalates but differing by the water content of the cells, the appearance and the colour of the centrifuged mass. The higher rate of oxalate breakdown by the pink fraction when the amount of the inoculated material is small, i. e. in conditions more resembling natural ones (fig. 1), and the higher proportion of the pink fraction in younger cultures indicate that fraction R contains cells younger than those which compose fraction Z.

The other result reached at in the course of the experiments is the determination at what dilution of bacteria the rate with which oxalates are utilized is highest. The lower limit of dilution is 10^{-1} mg. of the dry pink mass in 100 ml. of the culture medium. At higher concentrations of the inoculated material the intensity with which oxalate is utilized drops, slowly at first and very rapidly later. It is to be noted that in all ex-

periments, even when the concentrations of the inoculated material were highest, the culture medium was always in excess and the lack of oxalate was never the limitting factor. In spite that a satisfactory explanation of the drop of bacterial activity when a larger amount of cells is inoculated to the same amount of the culture medium is still lacking, the discovery of this effect has a great methodological significance. Especially dangerous errors may be committed when large amounts of the bacterial material are used for experiments in batches which are not of the same size and the results are referred to some unit amount. In the previous work on the metabolism of *Ps. extorquens* (Janota 1956), in which Warburg's method was used for measurements and the amounts of inoculated bacteria varied, merely approximating 10 mg. of dry mass per flask, the results were referred to a unit of weight of the dry mass. At that time the circumstance that the concentration of bacteria affects so strongly the intensity with which oxalates are utilized was not yet discovered, but nevertheless, the amounts then used gave in effect results with an error that was undoubtedly smaller than it could be (fig. 1). However, on the basis of the results arrived at in the present work the amounts of bacteria used for measurements should always be equal and the dilutions should be such as to guarantee the most favourable conditions for the breakdown of oxalates by *Ps. extorquens*, i. e. the dilution should be greater than 10^{-1} mg. of the dry mass of bacteria per 100 ml. of the culture medium.

SUMMARY

Bacteria *Ps. extorquens* centrifuged out of the culture medium were separated into two fractions of different colour. One of the fractions, the yellow-brown one, consisted of compact clots difficult to separate. The pink fraction was obtained after centrifugation in the form of a fine precipitate which gave a uniform suspension in water. The water content in the yellow-brown fraction was 94 per cent and in the pink fraction 85 per cent. Microscopically both fractions were exactly alike. The intensity with which oxalates were utilized when the amounts of inoculated bacteria were small was higher in the case of bacteria from the pink fraction.

It was found that when the concentration of inoculated bacteria was higher than 10^{-1} mg. of dry mass in 100 ml. of the culture medium the breakdown of oxalate by *Ps. extorquens* was not proportional to the absolute amount of bacteria. The proportional relationship was exhibitted at lower concentrations, i. e. when conditions resemble more closely natural ones.

The experiments were carried out at the Department of Plant Physiology of the Warsaw University. The authoress wishes to express her most sincere gratitude to the Director of the Department, Professor K. Bassalik for his kindness and the complaisant interest in the progress of the work.

STRESZCZENIE

Bakterie *Pseudomonas extorquens*, odwirowane od pożywki, rozdzielono na dwie frakcje o różnym zabarwieniu. Jedna z nich, frakcja żółtobrązowa składała się z kłaczków trudnych do rozerwania. Druga, różowa, mająca po odwirowaniu wygląd drobnego osadu, dawała w wodzie jednolitą zawiesinę. Frakcja żółtobrązowa zawierała 94% wody, frakcja różowa 85% wody. Wygląd mikroskopowy bakterii należących do obu frakcji był identyczny. Intensywność zużywania szczawianów przy małych ilościach szczepionych bakterii, była większa u bakterii należących do frakcji różowej.

Stwierdzono, że w przypadku gdy stężenie szczepionych bakterii jest większe od 10^{-1} mg suchej masy na 100 ml pożywki, zużycie szczawianu przez *Ps. extorquens* nie jest proporcjonalne do ich bezwzględnej ilości. Proporcjonalność ta jest zachowana przy mniejszych stężeniach, a więc w warunkach bardziej zbliżonych do naturalnych.

Praca niniejsza została wykonana w Zakładzie Fizjologii Roślin Uniwersytetu Warszawskiego. Kierownikowi Zakładu p. prof. drowi K. Bassalikowi składam serdeczne podziękowanie za stałą życzliwość oraz okazywane zainteresowanie w toku prowadzenia doświadczeń.

REFERENCES

Bassalik K., 1913, Jahrb. wiss. Botan., 53: 255
Bhat J. V., Barker H. A., 1948, J. Bact., 55: 359.
Janota L., 1950, Medycyna doświadczalna i Mikrobiologia, 2: 131.
Janota L., 1956, Acta Soc. Bot. Pol. XXV: 73.
Jayasuriya G. C. N., 1954, J. Gen. Microbiol. 10: VI.
Jayasuriya G. C. N., 1955, J. Gen. Microbiol. 12: 419.
Khambata S. R., Bhat J. V., 1953a, J. Bact. 66: 505.
Khambata S. R., Bhat J. V., 1953b, Proc. Ind. Acad. Sci. 38: 157.
Khambata S. R., Bhat J. V., 1954, Nature 174: 696.
Khambata S. R., Bhat J. V., 1955, J. Bact. 69: 227.
Stárka I., 1955, Preslia 27: 21.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms

M. SKALIŃSKA, E. BANACH-POGAN, H. WCISŁO, ET AL.

INTRODUCTION

This paper represents the continuation of our first contribution published in 1950. It gives the results of our further studies in chromosome numbers of the Polish Angiosperms. In view of a rather long time that has elapsed since our first report has been published, a considerable material has accumulated. It was therefore advisable to divide the results into two parts: the present study deals only with Monocotyledons. while the second — now in preparation — will give our results concerning the chromosome numbers of Dicotyledons. It should be added that some results obtained in the course of our work have been already published separately in the meantime. These results will be briefly summarized in due course.

Like previously, the plant material for our investigations originated exclusively from natural habitats. The determination of the chromosome numbers was based chiefly on the study of root-tip mitoses. In most cases the Navashin's fixative, sometimes diluted with an equal part of distilled water — in combination with Newton's gentian violet was used with good results.

Liliaceae

Colchicum autumnale L. ($2n = 38$). Studied by K. Satczek.

A perennial species occurring in Poland in meadows both in the plain and in lower mountain habitats.

It should be mentioned that various and highly controversial chromosome numbers were reported for this species prior to the detailed study of Levan (1940) dealing with several species of this genus. The correct number $2n = 38$ has been established for the first time by Levan on specimens of *C. autumnale* from the Botanical Gardens of Lund and Copenhagen. Since that time this chromosome number has been confirmed

by Sato (1942), Takenaka (1950) and recently by d'Amato (1955). Chromosome counts on plants from natural Central European habitats were not published hitherto.

The specimens for the present study originated from three habitats in southern Poland:

1. Valley of Harcza, near Czorsztyn.
2. Foreland of the Carpathian range, near Rzeszów.
3. Sudetic Mts, near Kudowa.

Although *Colchicum* has been considered as a difficult cytological material, root-tips fixed in Navashin's fixative at room-temperature contained a large number of well spaced metaphase plates in which the chromosome counts did not present special difficulties. The number found in the specimens from Poland is in accordance with the result of Levan.

Allium ursinum L. ($2n = 14$). Studied by H. Wcisło.

This species occurs in Poland in shady woods. The specimens studied originated from the slope of Babia Góra (Western Carpathians). Their somatic chromosome number $2n = 14$ agrees with that previously given by Levan (1931, 1932) for plants from Sweden. The chromosomes are large bi-armed with median centromeres; one pair has trabants, like in the Swedish material. The same number has been found by Chodat (1925) and by Manton (1935, cited from Tischler, 1950).

Lilium martagon L. ($2n = 24$). Studied by H. Wcisło.

A species common in lower mountain habitats and found rather rarely in the plain. The plants studied originated from the Tatra Mts (Łysanki), the Sudetic Mts (Kudowa), as well as from two habitats in the plain: Tunel, near Krakow, and Dolina Kluczwody, a jurassic valley near Krakow. The number 24 found in all plants studied is in accordance with the results of all previous authors (Tischler, 1950).

Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schm. $2n = 36$. Studied by K. Satczek.

A very common species occurring over all Poland in woods and in scrubs. In the mountains it ascends to the layer of *Pinus montana*. The material was collected in a variety of habitats extending from the north to the south of Poland:

1. Baltic coast, near Gdańsk-Wrzeszcz (N. Lat. c. 54°25′).
2. Sudetic Mts, near Szklarska Poręba (N. Lat. c. 51°).
3. Upper Silesia, near Taciszów (N. Lat. c. 50°20′).
4. Surrounding of Krakow, Dulowa (N. Lat. c. 50°).
5. Foreland of the Carpathian range near Maków Podhalański (N. Lat. c. 49°45′).

6. Pieniny Mts, way to Sokolica (N. Lat. c. 49°30′).
7. Tatra Mts, Valley of Biały (N. Lat. c. 49°20′).

In all plants studied the number $2n = 36$ was found. According to previous records, *Majanthemum bifolium* seems to be differentiated into a number of karyological races. The present results agree with those of Stenar (1935) and of Palmgren (1943, cited from Tischler, 1950). Other numbers however have been reported by Lawson (1913, cited from Tischler, 1950) who found $2n = 28$; by Dark (in Maude, 1939) — $2n = 38$? as well as by Maude (1940) $2n = 42$, and by Löve and Löve, 1942 (according to Tischler, 1950) $2n = 42$.

Paris quadrifolia L. $2n = 20$. Studied by E. Pogan.

This species occurs in leafy woods and in scrubs over all Poland. The specimens studied originated from two habitats: Western Carpathians: way from Zawoja to Babia Góra, as well as from the central part of the Carpathian range (Beskid Niski), near Krynica. The number $2n = 20$ established in the course of the present study is in accordance with the results of previous investigations (Tischler, 1950).

Iridaceae

Iris pseudacorus L. ($2n = 24$). Studied by H. Wcisło.

This species is widely distributed in Poland, growing on banks of ponds and rivers and in marshes. The plants studied were collected in swampy meadows at Bieżanów, near Krakow. Their somatic chromosome number is 24 (Fig. 1). The same results were obtained previously by Strasburger (1900), Miyake (1905) and by Longley (cited from Simonet, 1932). Studies of other authors however have revealed a well marked karyological differentiation within this species: the number 30 was found by Happel (in Maude, 1939); Ehrenberg (1945, cited from Löve and Löve, 1948) gave $2n = 30 — 32$, while Simonet (1932) reported $2n = 34$ for plants from France. In view of this differentiation, a more detailed study of wild populations of this species in Poland is planned in the future.

Juncaceae

Juncus trifidus L. ($2n = 30$). Studied by H. Wcisło.

The distribution of this species in Poland is restricted to the granitic part of the Tatra Mts, from the layer of *Pinus montana* to the alpine layer. The specimens studied were collected on granitic rocks near the path from the lake Morskie Oko to Czarny Staw (c. 1600 m o. s. l.). Their chromosome number ($2n = 30$) (Fig 2) is the same as that given by Löve and Löve (1944) for plants from the North.

Luzula nemorosa (Pall.) E. Mey. ($2n = 12$). Studied by H. W c i s ł o.

A species which in Poland is common both in the plain and at lower altitudes in the mountains. The specimens studied originated from the slopes of Opalone in the High Tatra. The chromosome number $2n = 12$

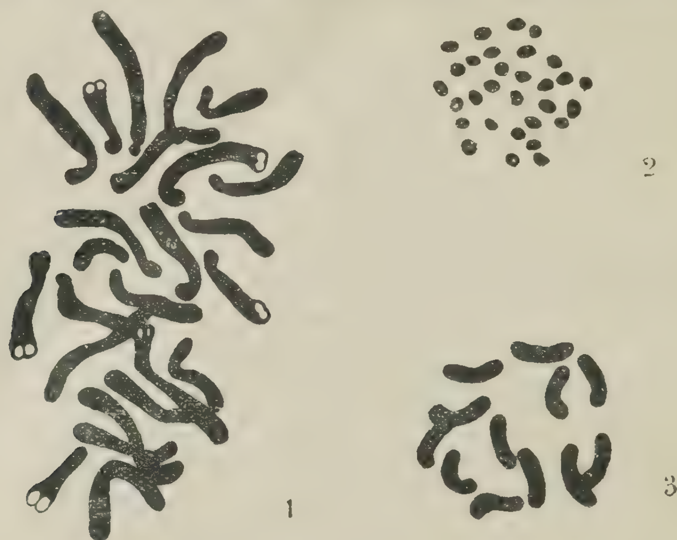


Fig. 1—3. Root tip metaphase: 1. — *Iris pseudacorus* (2n = 24). 2. — *Juncus trifidus* (2n = 30). 3. — *Luzula nemorosa* (2n = 12) (c. 3000 ×).

(Fig. 3) found in the course of the present study, agrees with that previously established by N o r o n h a - W a g n e r (1949) and confirmed by M i c h a l s k a (1953) for two habitats in Poland.

G r a m i n e a e

Anthoxanthum odoratum L. studied by K. K a c z o r.

This grass is widely distributed over all Poland, both in the plain and in the mountains. In the Tatra Mts its vertical distribution extends from the higher mountain layer to the alpine layer.

Ö s t e r g r e n (1942) as well as L ö v e and L ö v e (1948) have recorded, in addition to the very common tetraploid type with 20 somatic chromosomes, also a much rarer form with only 10 chromosomes; this diploid type has been found in the Alps as well as in alpine regions of Scandinavia, Iceland and Greenland. According to B ö c h e r and L a r s e n (1950) it occurs also in south Greenland and the Kola Peninsula. Our study has been undertaken in view of the cytological differentiation of this species suggesting the possible occurrence of the diploid type in the Tatra Mts. In the course of our work specimens from 20 natural habitats have been investigated. The results are summarized below:

1 lowland habitat in northern Poland (Baltic coast) — $2n = 20$.

8 lowland habitats in southern Poland — $2n = 20$.

7 habitats in the higher mountain layer of the Western Tatra (altitude 900 to 1040 m o. s. l.) — $2n = 20$.

4 habitats in the High Tatra (altitude 1580 to 1800 m o. s. l.) $2n = 10$.

The diploid type of *Anthoxanthum* has been described by Löve and Löve (1948, p. 105) as a new species *A. alpinum* L. a. L. Detailed comparative morphological studies of the two types, now in progress, will probably enable us to evaluate the taxonomical position of the diploid type from the High Tatra and will show whether it should be assigned to the new species *A. alpinum*.

Phleum Michelii All. (*P. hirsutum* Honck.) $2n = 14$. Studied by T. Michalski.

In addition to his previous study (1955) on *Ph. commutatum* Gaud. which proved to be represented exclusively by diploid biotypes in the Tatra Mts, the author investigated *Ph. Michelii* All., a species occurring only in the limestone part of the Tatra Mts, chiefly in the layer of *Pinus montana*. This species is likewise diploid ($2n = 14$). The same number has been found previously by Müntzing (1935) in one biotype from the collection of the Forage Crop Department of Svalöf.

Agrostis rupestris All. $2n = 14$. Studied by M. Skalińska.

A perennial grass, widely distributed in the High Tatra at higher altitudes, on steep slopes and in cracks of granitic rocks. It ascends to the highest mountain peaks.

The material studied originated from four habitats, situated in the layer of *Pinus montana* and in the alpine layer, in the north-western part of the High Tatra. The list of the habitats is given below:

Strain I. Valley of Pańszczyca, 1700 m o. s. l. (coll. S. Myczkowski).

Strain III. Slope below the pass Liliowe, c. 1800 m o. s. l.

Strain IV. Border of the lake Czarny Staw, c. 1630 m o. s. l.

Strain V. Pass Swinicka, on a grassy slope facing South (2050 m o. s. l.).

The four biotypes studied had the diploid chromosome number, $2n = 14$, however in all, with the exception of strain V, the occurrence of small accessory chromosomes (or fragments) could be stated in root-tip metaphases. These accessories represented very small bodies, their shape was almost spherical or slightly elongated; a centromere could not be discerned. Their width roughly corresponded to that of the arms of the normal chromosomes, while their length exceeded the width 1.5 to 2 times (Fig. 4 b, c, 32). These accessories could be observed in the metaphase plates in the number of 1 to 2 (exceptionally also 3). They occurred

in the three germ layers of the roots; their number seemed to be constant in one strain, while in the two other strains it manifested some degree of variation within the tissues of an individual (Table 1). This suggests that the transmission of these small accessories in mitotic divisions may be irregular.

Table 1

	Number of accessories in cells:				Total number of cells:
	0	1	2	3	
Number of cells:					
Strain I	—	16	—	—	16
Strain III	—	5	10	—	15
Strain IV	9	44	9	1	63
Strain V	20	—	—	—	20

The chromosome numbers of *Agrostis rupestris* have been studied only recently by S. O. Björkman (1951, 1954) and by G. Reese (1952). The latter author however found the tetraploid chromosome number ($2n = 28$) in a strain of *A. rupestris* from a locality in Stubaier Alps, North Tirol. Björkman's investigations are based on an ample material of wild populations originating chiefly from the Alps and the Pyrenees; he studied also one strain from Poland as well as plants raised from seeds obtained from Botanical gardens. According to his results, all strains from the Alps have 28 chromosomes with the occasional occurrence of supernumeraries; on the other hand, in the Pyrenees this species is represented by two chromosomic types: the diploid with 14 chromosomes and the tetraploid with 28 chromosomes. Also the strain from Poland proved to be tetraploid. According to the information given me very kindly by Mr. Björkman, this tetraploid specimen was native in the High Tatra, in the surrounding of the lake Morskie Oko. Thus, it originated from the south-eastern part of the High Tatra, separated from the habitats of our diploid biotypes by two high mountain ridges. The results of Björkman and those of the present investigation have shown the occurrence of two chromosomic types in the High Tatra. A more detailed study of their distribution in this area is planned in the next future.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. ($2n = 56$).
Ammophila arenaria Link ($2n = 28$).
Ammophila baltica Link ($2n = 42$). Studied by A. Szwabowicz.

This study has been undertaken in order to elucidate the origin of *Ammophila baltica* which is regarded as an intergeneric hybrid between *Calamagrostis epigeios* and *Ammophila arenaria* (Hegi, 1906, Szafer,

Kulczyński and Pawłowski, 1953). Therefore, the material for the present study originating from the Polish part of the Baltic coast, was collected exclusively from habitats in which the three forms were found together. It should be added that the distribution of *Ammophila arenaria* and *A. baltica* is limited to sand dunes at the sea coast whereas *Calamagrostis epigeios* occurs in a variety of habitats over all Poland.

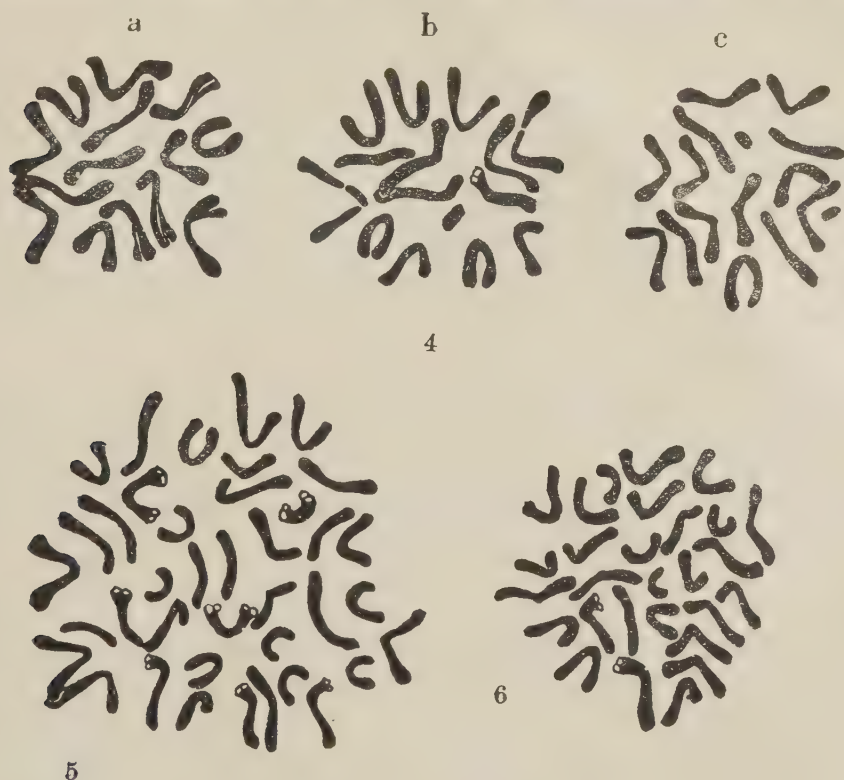


Fig. 4—6. Root tip metaphases: 4. — *Agrostis rupestris* (2n = 14): a — plate without accessory chromosomes (Strain V); b — with one (Strain I) and c — with two accessories (Strain III) (c. 3500 ×). 5. — *Poa bulbosa* (2n = 39) (c. 3500 ×). 6. — *P. laxa* (2n = 28) (c. 3000 ×).

Hitherto the chromosome numbers of plants from the following habitats have been determined: 1. Międzyzdroje (N. Lat. 53°55′; E. Long. 14°28′), 2. Karwia (N. Lat. 54°51′; E. Long. 18°12′). 3. Jastarnia on the Hel peninsula (N. Lat. 54°42′; E. Long. 18°36′). The results of these investigations are given below.

Calamagrostis epigeios. In all plants from the three habitats the number $2n = 56$ has been found. According to earlier investigations however a polyploid differentiation occurs within this species. Nygren (1946) found in Scandinavian plants three chromosomic types: $2n = 28$, 42 and

56. In his opinion the hexaploids probably represent hybrids between the tetra- and the octoploids. Westergaard (1941, 1943, cited from Tischler, 1950) has established in his material the occurrence of two chromosomic types, the tetraploid and the octoploid. The tetraploid number solely has been reported by Nielsen (1939) and by de Litardière (1949, cited from Tischler, 1950). On the other hand, Avdulov (1931) gives for this species the somatic number c. 70.

Ammophila arenaria. In all plants originating from the three above habitats the somatic number 28 could be established. This species however seems to have, likewise, some degree of karyological differentiation. The tetraploid number has been found prior to our studies by Tischler (1934, cited from Tischler 1950), Wulff (1937) as well as by Guinochet (1943) who investigated two varieties of this species: var *genuina* Briq. and var. *arundinacea* Husnot. Westergaard however (l. c.) has found besides the tetraploid type also an octoploid form with 56 somatic chromosomes.

Ammophila baltica. The chromosome number 2n = 42 found in specimens of this putative hybrid in the three habitats suggests that this form really represents a cross-product between the octoploid biotypes of *Calamagrostis epigeios* and the tetraploid biotypes of *Ammophila arenaria* occurring in the same habitats. Further studies are in progress.

Deschampsia flexuosa (L.) Trin. (2n = 28). Studied by H. Wcisło

This species occurs occasionally in a viviparous form. A single viviparous specimen has been collected near the bank of the lake Morskie Oko in the High Tatra (1410 m o.s.l.). Its chromosome number (2n = 28) is the same as that previously established for non-viviparous representatives of this species. This result is in accordance with the observations of Stählin (1929, p. 350). The number 2n = 28 has been found, likewise by Hagerup (1939) who emphasized the wide distribution an the very great ecological range of this tetraploid species, as well as by Löve and Löve (1944). Specimens from Southwest Greenland and from Faroes recently investigated by Böcher and Larsen (1950) have the same chromosome number. It seems probable that this species is cytologically uniform within its wide area of distribution.

Poa L. studied by M. Skalińska.

Since our first publication two papers dealing with *P. alpina* L. (1952) and *P. nobilis* Skal. (1955) and one preliminary note (1954) have been published. In the present paper we give chromosome numbers of five further species of this genus as well as some supplementary data con-

cerning *P. alpina* and *P. nobilis*. The species investigated are grouped in sections according to the clasisfication given by Nannfeldt (1935. p. 28—29).

Triviales

P. trivialis 2n= 14.

A perennial species widely distributed in Poland both in the plain and in lower mountain habitats. The specimens investigated were collected in the Tatra Mts at the border of a stream in the valley Olczyska (c. 900 m o.s.l.).

The diploid chromosome number of this species has been established previously for plants from other areas by Avdulov (1931), Åkerberg (1942) and Stählin (1929). Guinochet (1942/3) has described two chromosomic types in plants originating from the south-western Alps: var. *vulgaris* with 28 chromosomes and var. *sylvicola* with 2n = 14.

Subbulbosae

P. bulbosa L. 2n = 39.

Very few cytological studies of this species have been carried out hitherto, the results obtained however have revealed some degree of differentiation. According to the results of previous authors, the euploid numbers of this species range from the diploid (2n = 14, Guinochet 1942/3) through the tetraploid which seems to be most common (2n = 28 Armstrong, 1937 cited from Hartung, 1946, Åkerberg. 1942, Hartung, 1946) to the hexaploid (2n = 42, Hartung, 1946). Only in one case an aneuploid number has been reported hitherto (2n = 45, Åkerberg, 1942). The Polish specimens are likewise aneuploid (2n = 39, Fig. 5).

P. bulbosa in its viviparous form occurs in the Polish plain in rare and dispersed habitats. The material for the present study originated from an escarpment covered with gypsum debris in the gorge Skorocice near the lower course of river Nida (N. lat. c. 50°20′, E. Long. 20°40′). In this habitat *P. bulbosa* occurs abundantly. It has been collected in summer 1953 in the form of bulbils which germinated in spring 1954 after a resting period of several months. The young rootlets contained numerous metaphase plates with well spaced chromosomes; this enabled us to establish exactly the aneuploid number 39 in about 10 plants. The cytological uniformity of this large population suggests that it represents a single clone which has spread over this large area.

P. alpina L. var. *seminifera* L.

It has been mentioned previously (1952) that *P. alpina* is represented in the Tatra Mts by two forms, var. *seminifera* and var. *vivipara*, the

former being notably rarer than the latter. A new strain from the Western Tatra (south-eastern slope of Giewont, 1800 m o.s.l.) has been studied. Its chromosome number ($2n = 22$) is the same as that found previously in another non-viviparous strain originating likewise from the limestone part (cf. Skalińska 1952, p. 272). On the other hand in the High Tatra (on granitic soil) the occurrence of a strain with 33 chromosomes has been established.

Poa alpina L. var. *vivipara* L.

Our previous study revealed a high degree of cytological differentiation of the viviparous form in the Tatra Mts. The present investigation adds some new evidence concerning the ecological requirements and the altitudinal distribution of the already known chromosomic types. According to our previous results, the viviparous biotypes of *P. alpina* occur on granitic soil in the High Tatra as two main types: with 26 and 33 (—35) somatic chromosomes. The latter represent the hardiest alpine ecotypes growing on granit in exposed habitats at high elevations; on the other hand, the strains with 26 chromosomes represent a mixture of subalpine and alpine ecotypes which occur not only on granit but also on limestone. In the course of the present study biotypes from six habitats in the High Tatra have been investigated. Their chromosome numbers are in agreement with our previous results (Table 2):

Table 2
Poa alpina var. *vivipara*: list of habitats and chromosome numbers

Strain N.	Place of origin in the High Tatra	2n
	Layer of subalpine forests	
203	Valley of the lake Morskie Oko; eastern border of the lake (c. 1420 m o.s.l.)	26
221	Valley of the lake Morskie Oko; lower part of the path to Czarny Staw (c. 1450 m)	26
	Layer of Pinus montana	
222	Path from Czarny Staw over Morskie Oko to Rysy (c. 1650 m o.s.l.)	26
	Alpine layer	
227	Path from Zmarzły Staw to the valley Kozia Dolinka (c. 1930 m o.s.l.)	33
254	Pass Liliowe (1952 m o.s.l.)	33
256	Below pass Waga (C.S.R.) among stones and scree, near the Tourist-house (coll. Z. Radwańska-Paryska) (c. 2260 m o.s.l.)	26

Stoloniferae

P. granitica Braun-Bl.

A perennial species occurring endemically in the High Tatra and in the Eastern Carpathians. In the course of the present study the chromosome numbers of seven strains originating from well separated habitats in the High Tatra have been determined (Table 3). A part of these results has been published in our preliminary report (Skalińska, 1954) in which the chromosome numbers of this species were given for the first time. *P. granitica* is a species with relatively high and aneuploid chromosome numbers. It manifests some degree of cytological differentiation, like other species of the Section *Stoloniferae* (*P. pratensis* L., *P. arctica* R. Br.); its chromosome number in the specimens studied by us hitherto ranges from 64 to 94 (Table 3, Fig. 8—11, 35). It should be added that the strains with relatively lower numbers (64—72) were found more frequently than the highest number 2n = 94, found till now only in a single colony.

Table 3

Poa granitica: list of habitats and chromosome numbers

Strain N.	Habitats in the High Tatra	2n
229	Higher part of the path to pass Krzyżne (c. 1900 m o. s. l.)	72
199	Below the pass Kozia Przełęcz (c. 1800 m o. s. l.) (coll. S. Myczkowski)	94
200	Slope of Kozi Wierch above the valley Pusta Dolinka (1820 m o. s. l.). (coll. S. Myczkowski)	64
241	Path from the lake Zmarzły Staw to pass Zawrat (c. 1950 m c. s. l.)	67
250	Higher parts of the path from the pass Swinicka to the peak of Świnica (c. 2200 m o. s. l.)	64
251	Slope of Świnica, near the peak (c. 2250 m o. s. l.)	64
220	Slope of Mięguszowiecki (c. 1900 m o. s. l.) (coll. B. Pawłowski)	71

The representatives of this biotype differed from the average specimens of *P. granitica* also by some anatomical features: the size of the stomata and of the bulliform cells in the epidermis of their leaves was notably increased (Skalińska and Małecka, unpubl.); the pollen grains, likewise, were larger (Mean = 41.25 μ) than those of the other biotypes (Means = 26.40 μ to 27.0 μ).

It should be emphasized that no intermediate numbers between 72 and 94 have been found hitherto. This detail may be of importance for the understanding of the possible mode of origin of this deviating high-chromosomic strain. Its unusually high chromosome number suggests that in its formation the process of chromosome summation resulting from facultative apomixis could have played a part. Our embryological studies of the seven strains — now in progress — have revealed in *P. granitica* a high degree of apomixis. Detailed results of these investigations will be published separately; it should be pointed out however that, according to the results already obtained, in this species the egg-cell is able of a parthenogenetic development while the formation of the endosperm requires fertilization, like in *P. pratensis* (Åkerberg, 1942). In accordance with this, in all strains studied, irrespective of their chromosome number, the ovules in unopened flower buds usually contained young embryos together with unfused polar nuclei. Only in rare instances the first divisions of the egg-cell may become delayed, favouring the possibility of its fertilization. In this way the increase of the chromosome number of the zygote could be achieved. The newly formed chromosomic type resulting from this process could be stabilized by apomixis. On the whole, the cytological differentiation of *P. granitica* seems to parallel other species of the Section *Stoloniferae* which, according to the opinion of Nannfeldt (1940) had originated from intersectional crosses.

P. nobilis Skal.

The present data supplement our studies in this viviparous species published recently (Skalińska, 1955). In the past year a number of new habitats of *P. nobilis* in the High Tatra have been found and the resp. biotypes have been investigated cytologically (Table 4). The present

Table 4

Poa nobilis: list of habitats and chromosome numbers

Strain N.	Habitats in the High Tatra	2n
219	Slope of Mt Mięguszowiecki (c. 1950 m o. s. l.) (coll. B. Pawłowski).	72
252	Pass Sucha Przełęcz, near the peak of Mt Kasprowy Wierch (c. 1960 m o. s. l.).	72
255	Below the pass Waga (C. S. R.), among stones and scree (c. 2260 m o. s. l.) (coll. Z. Radwańska — Paryska).	72
257	Near the peak of Lodowy (C. S. R.) (c. 2555 m o. s. l.) (coll. Z. Radwańska — Paryska).	72

results have shown once more the frequent occurrence of the somatic number 72 (Fig. 7), in accordance with our previous observations (l. c., p. 754). The other numbers found formerly (61—62, 76, 82) are notably rarer*.

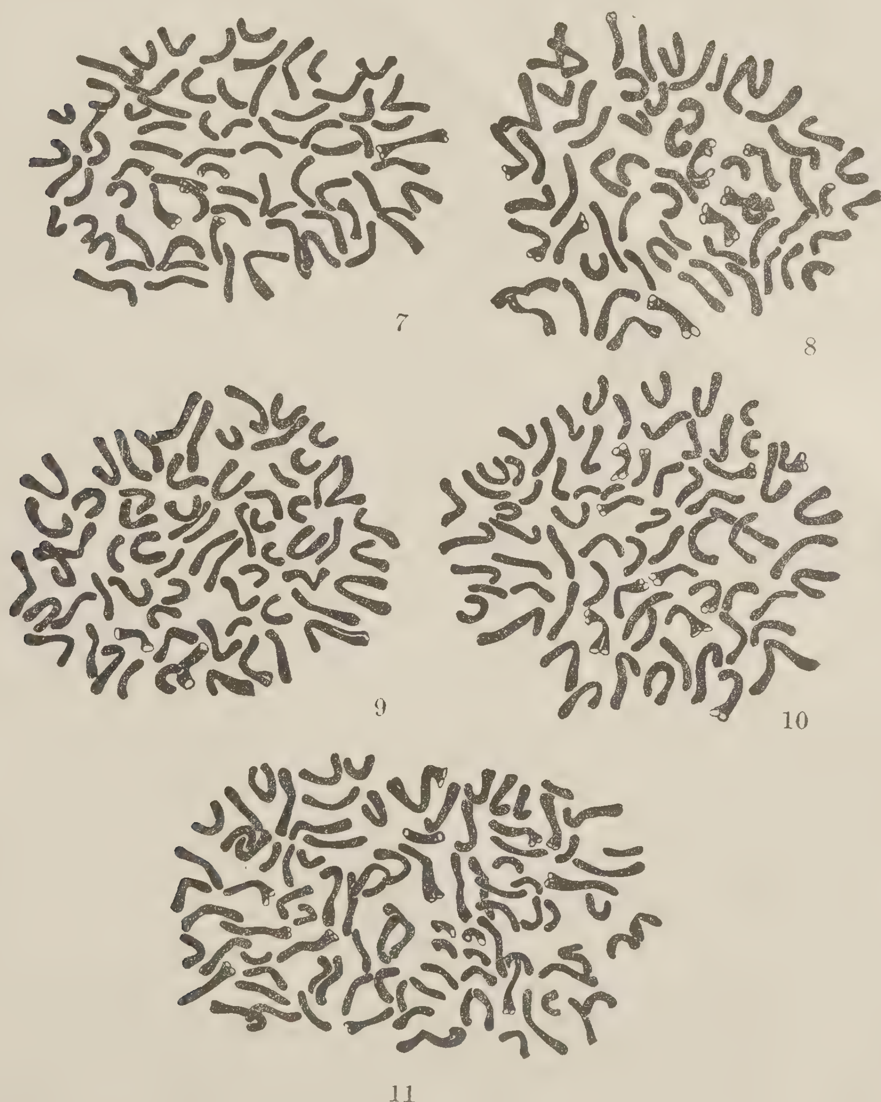


Fig. 7—11. Somatic metaphase plates in root tips: 7. — *Poa nobilis* (Strain 255, 2n = 72). 8. — *P. granitica* (Strain 251, 2n = 64). 9. — *P. granitica* (Strain 241, 2n = 67). 10. — *P. granitica* (Strain 220, 2n = 71). 11. — *P. granitica* (Strain 199, 2n = 94) (c. 3000 ×)

---

* Note added in proof: In the summer season 1956 four further strains found in new habitats of the High Tatra could be identified as *Poa nobilis*. Their chromosome numbers will be published later.

All new habitats listed in Table 4 are situated in the alpine layer. One of these habitats deserves special mention in view of its close vicinity to Mt. Kasprowy, where isolated plants could be found occasionally (cf. Skalińska, 1955, p. 758). It is probable that this natural rich habitat represents the place where from the resp. plants were dispersed in the form of bulbils.

P. pratensis L.

In spite of a very wide distribution of this species, the present study is restricted to four strains native in the Tatra Mts. They have been collected in habitats representing well marked differences in respect of edaphic conditions and altitude, with the aim to get some information concerning the intraspecific differentiation of biotypes in this area. On the whole, the range of diversity with regard to chromosome numbers is rather narrow (Table 5). The biotypes studied however are far from being uniform; after transplanting into the experimental field in Krakow, they manifested striking differences both in their vigour and their ability of development outside their natural habitats. The extremes are represented by two biotypes with approximately the same chromosome

Table 5
Poa pratensis: list of habitats and chromosome numbers

Strain N.	Place of origin	2n
164	A meadow above valley Olczyska, bank of a stream, among stones (c. 1065 m o. s. l.).	74
173	Western (limestone) Tatra; grassy slope between Kobylarz and pass Siwarowa; layer of Pinus montana c. 1500 m o. s. l.).	c. 78
160	Western Tatra: valley Mułowa in the group of Czerwone Wierchy. Alpine layer (c. 1800 m o. s. l.).	c. 80
183	High Tatra: above the lake Zmarzły Staw, near the path to Zawrat; on granitic rocks. Alpine layer (c. 1800 m o. s. l.).	c. 80

numbers: the first (strain 183) originated from the granitic part of the Tatra Mts.; in nature it represented a small plant which maintained its general habit after transplanting and perished in the second year; the second (strain 160) collected in the limestone part of the Tatra Mts, represented likewise a small plant in its natural habitat, after transplanting however it developed into a vigorous and agressive plant with abundant stolons and tall flowering stems.

Biotypes of *P. pratensis* from various areas have been studied cytologically by many authors (cf. Tischler, 1950). The relatively high

and aneuploid numbers found in the strains from the Tatra Mts roughly correspond to the highest numbers listed by Tischler. In specimens from the North the numbers are still higher.

Oreinos

P. laxa Haenke (2n = 28).

According to Nannfeldt (1935) the general area of distribution of this species extends from the Pyrenees, Corsica and the Apennines through the Alps, the higher parts of the Sudetic Mountains, and the Carpathians, viz. the Riesengebirge, Babiagora, the Tatra Mountains, Czarna Hora (?), the Rodna Mountains, the Transsilvanian Alps, and to Banatus (p. 57).

The specimens studied in the course of the present work originated chiefly from the High Tatra (12 habitats). In addition, one strain has been collected in the type-locality where from Haenke made the first description of this species, namely in the Sudetic Mountains, on the slopes of Śnieżka (= „Schneekoppe in the Riesengebirge"). All specimens studied proved to have 2n = 28 (Fig. 6, Table 6). This number has been already mentioned in our previous papers (Skalińska, 1952, p. 256, 1954, p. 86).Chromosome numbers of this species from other areas are hitherto not available. It was particularly interesting to study its cytology on specimens from Central Europe in view of the occurrence in Scandinavia, Iceland and Scotland of a closely related species, *P. flexuosa* Sm. (*P. laxa* Hke, subsp. *flexuosa* (Sm.) (Hyl.) According to Nannfeldt (l. c.) this species represents a North European substitute for *P. laxa* (p. 55).

Nygren (1950) studied the cytology of *P. flexuosa* on Scandinavian specimens and found the number 2n = 42. The same number occurs, according to the unpublished results of A. Löve, in Icelandic plants belonging to this species. In his studies in Arctic *Poae* Nygren emphasized the importance of a cytological examination of *P. laxa* from Switzerland; the resp. data however are still wanting. The present investigation has revealed the occurrence of a cytological difference between the North European *P. flexuosa* and *P. laxa* from the mountains of Central Europe.

Stenopoa

P. nemoralis L. (2n = 28).

This species has been included into our investigations in view of the fact that it shows a well marked karyological differentiation; its chromosome numbers, established by numerous authors (cf. Tischler, 1950) range from 28 to 56. Some degree of aneuploidy occurs in this species.

Table 6

List of habitats of *Poa laxa* (2n = 28).

Strain N	Place of origin.
	Sudetic Mountains:
190	Slopes of Mt. Śnieżka (coll. J. Szweykowski).
	Tatra Mts (High Tatra): Layer of Pinus montana
174	Way from Hala Gąsienicowa to the lake Czarny Staw, at the bottom of Mały Kościelec, among granitic rocks (c. 1550 m o.s.l.)
212	Bank of the lake Czarny Staw, near the path to Granaty (c. 1600 m o.s.l.)
152	Path from the lake Czarny Staw over Morskie Oko to Rysy, among granitic blocks, near a patch of permanent snow (c. 1700 m o.s.l.)
135	Eastern slope of Żabie: path to the pass Owcza przełączka. in cracks of granitic rocks (c. 1760 m o.s.l.)
	Alpine layer
198	Path from the lake Zmarzły Staw to the pass Kozia przełęcz (c. 1800 m o.s.l.) (coll. S. Myczkowski).
154	Slope of Granaty, in cracks of granitic rocks (c. 2000 m o.s.l.)
244	Pass Zawrat (2159 m o.s.l.).
248	Path from the pass Świnicka przełęcz to the peak of Świnica — lower parts (c. 2100 m o.s.l.)
249	Higher parts of the same path, among granitic rocks (c. 2130 m o.s.l.)
171	Slope of Kościelec (c. 1900 m o.s.l.)
127	Pass Szpiglasowa (2114 m o.s.l.)
230	Below the pass Krzyżne (c. 2000 m o.s.l.).

A preliminary study has been carried out on two strains collected by Dr Z. Radwańska-Paryska in the Belan Tatra (Tatry Bielskie, C. S. R.): 1. Valley of Czarna Woda Rakuska (c. 1600 m o.s.l.), bank of a stream. 2. Border of a spruce forest in the Valley Do Siedmiu Źródeł (c. 1370 m o.s.l.). The two strains proved to be tetraploid (2n= 28).

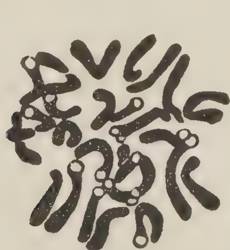
Nardus stricta L. (2n = 26). Studied by J. Rychlewski.

The material of *Nardus stricta* for the present investigation originated from 22 natural habitats situated in various parts of Poland. 16 biotypes were native in the Tatra Mts at altitudes varying from 900 m to 1950 m o.s.l., 2 biotypes in the foreland of the Carpathian range, 2 biotypes in the neighbourhood of Krakow (southern Poland), 1 biotype in the neighbourhood of Częstochowa (central Poland), 1 biotype at the Baltic coast (northern Poland).

According to the results obtained hitherto, *Nardus stricta* represents in the whole area studied a karyologically uniform species. Its somatic chromosome number is 26 (Fig. 12, 33). Prior to the present study this species has been investigated cytologically only by Avdulov (1928,

1931); the results of the present study agree with his results. On the basis of morphological and anatomical features A v d u l o v expressed the opinion that *Nardus stricta* belongs to the group of grass species with the basic number x = 7. The number 26 had arisen by the loss of 2 chromosomes from the 28-chromosomic set (p. 249). Thus, *Nardus stricta* is a tetraploid in which 2 chromosomes are missing.

The manner of reproduction of this species seems to be particularly interesting. In 1923 J. d e C o u l o n has reported parthenogenesis in *Nardus stricta*. The occurrence of partially or even totally aborted anthers, observed by this author in the strains from Switzerland supports his opinion. No further studies however have been carried out on this species since that time. In view of the considerable progress of knowledge concerning the phenomena of apomixis, a reinvestigation of this problem was advisable; therefore the present cytological and embryological study has been undertaken. The results already obtained have confirmed to some extent the results of C o u l o n. In all biotypes investigated from



12



13

Fig. 12—13. Root-tip mitoses: 12. — *Nardus stricta* (2n = 26) (3000 ×). 13. — *Festuca tatrae* (2n = 14) (c. 2700 ×).

a total of 24 habitats the abortion of the anthers has been invariably observed. Not a single strain was able to produce pollen. In all plants the contents of the anthers degenerates in early premeiotic stages; pollen grains have been never observed. In spite of this, apparently normal embryos could be found in numerous young ovules. This suggests that the resp. plants represent apomicts.

It should be emphasized that hitherto only one grass-species with completely aborted anthers has been described, namely the obligate apomict *Poa nervosa*. According to P. G r u n (1951, 1952) *P. nervosa* is capable of a normal seed formation without any fertilization of either egg or polar nuclei. It seems evident that in *Nardus stricta*, likewise, the embryos are formed in the way of apomixis. Further embryological and cytological investigations, now in progress, will presumably throw light upon the type of apomixis in this species.

Festuca tatrae (Czakó) Degen (2n = 14) Studied by E. Bielecki.

This species occurring endemically in the Western Carpathians is found in the Tatra Mts. on limestone rocks in the higher mountain layer and the layer of subalpine forests (W. Szafer, St. Kulczyński, B. Pawłowski „Rośliny Polskie". 1953).

On the basis of its morphological and anatomical characters this species was first recognized by Czakó as *F. amethystina* L. var. *tatrae* Czakó (Saint-Yves 1913). Subsequently Degen gave it the rank of a separate species *F. tatrae* (Czakó) Degen (Szafer, Kulczyński, Pawłowski 1953).

The material for the present cytological study has been identified on the basis of the anatomical features given by the above authors. The specimens have been collected from two habitats in the Western Tatra and one habitat in the Belan Tatra (Tatry Bielskie, C. S. R.):

1. Limestone rocks near the way from Kalatówki to Hala Kondratowa (c. 1280 m o.s.l.)

2. Grass patches on limestone slopes over Hala Kondratowa (c. 1375 m o.s.l.)

3. Pass Czerwona Glinka, foot-hills of Belan Tatra (c. 1400 m o.s.l.) (coll. Z. Radwańska-Paryska).

All plants proved to be diploid: 2n = 14 (Fig. 13, 34). On the other hand, *F. amethystina* is a tetraploid (2n = 28), according to the results obtained by Stählin (1929). Thus, in addition to the morphological and anatomical differences previously established by Czakó and Degen, the present study has revealed another important difference concerning the chromosome numbers of the two species.

Orchidaceae

Studied by E. Pogan and H. Wcisło.

The family Orchidaceae is represented in the flora of Poland by 47 species. The chromosome numbers of 18 among them were established in the course of the present work. In general the chromosome counts were made on root-tip mitoses. Only in *Orchis morio* L. they were carried out on meioses in P. M. C's. Owing to great difficulties connected with the cultivation of specimens the best results were obtained from root-tip materials fixed in nature in the spring (May, June).

The analysis of the somatic metaphase plates is rather difficult: the chromosomes are crowded and in view of notable size differences the larger with distinct constrictions may be easily mistaken for two small chromosomes lying close together.

In the present paper only a preliminary study of the chromosome morphology is given. The investigations are being continued.

Diandrae.

Cypripedium L.

C. calceolus L. 2n = 20.

This species is rare in the flora of Poland. It occurs in shady leafy woods and scrubs in isolated stands over all Poland in the plain as well as in the mountains. The specimens studied originated from two habitats: one from the Tatra Mts. (Łysanki, c. 1400 m o.s.l.) and the other from the plain in the vicinity of Tunel (N. L. c. $50^0 30'$. E. long. c. $20^0 15'$). The plants from the above habitats have the somatic chromosome number 2n = 20. The chromosomes are very big; 16 have median or submedian constrictions and in 4 the constrictions are subterminal (Figs. 14, 36). In view of the large size of the chromosomes the study was performed on sections 18 μ thick; in such sections a notable number of metaphase plates undamaged by the microtome knife could be found.

The number 2n = 20 established on the material from Poland is different from that given by Francini (1931), who found 22 chromosomes of different size; among them two small chromosomes were present. In our material however such small chromosomes were never detected in undamaged metaphase plates. It is possible that the species *C. calceolus* manifests some degree of karyological differentiation (fragmentation?). In order to throw light upon this problem further studies dealing with the number of chromosomes and their morphology should be based on a larger material.

Monandrae

Traunsteinera Rchb.

T. globosa (L.) Rchb. = (*Orchis globosus* L.) 2n = 42.

This species assigned previously to the genus *Orchis* has been recognized by Reichenbach on the basis of its flower structure as a new genus *Traunsteinera* (Vermeulen, 1947).

In the Polish flora *T. globosa* is a representative of the European-mountain element (Szafer, 1949). In Poland it occurs chiefly in mountain regions (the Tatra, Pieniny Mts, Sudetic Mts) and in addition in a few isolated habitats in the southern part of the Polish plain (Szafer, Kulczyński, Pawłowski, 1953).

The specimens for cytological investigations were collected in two habitats in the Pieniny Mts (a meadow near the way from Krościenko to Trzy Korony, — c. 600 m o.s.l.) and from Krościenko to Przehyba c. 1.100 m o.s.l.).

The somatic chromosome number (2n = 42) is in accordance with that given by Heusser 1938 (cited from Tischler, 1950).

The chromosomes are rather small with some size differences (Fig. 15).

According to Heusser (cited from Vermeulen, 1947) *T. globosa* closely resembles to the representatives of the subgenus *Euorchis* by the shape of its tubers as well as by its chromosome morphology.

Orchis L.

In general all species which are assigned to the genus *Orchis* can be divided into two groups:

I. Subgenus *Euorchis* Klinge.

II. Subgenus *Dactylorchis* Klinge.

They are distinguishable by a number of morphological characters and by their chromosome sets. The following species have been investigated cytologically:

I. Subgenus *Euorchis* Klinge

O. militaris L. (2n = 42) represents a species common in meadows, on slopes, and in wood clearings on the Polish plain and in lower mountain regions. The specimens studied were collected in clearings of the wood near Tunel. The somatic chromosome number (2n = 42) is in accordance with that previously given by Hagerup (1938), Heusser (l. c.) and Vermeulen (1949, cited from Tischler, 1950).

O. morio L. (n = 18) has a wide area of distribution in dry parts of meadows, slopes and scrubs in the plain and in lower mountain regions; only plants from a single habitat: a dry meadow in Bieżanów near Kraków were studied. This species represents a rather difficult material for cytological studies. The chromosome number could be established only on the study of meioses in P. M. C's; the number n = 18 is in accordance with the results of Hagerup (1938) and Vermeulen (1947).

O. mascula L. 2n = 42. This species occurs likewise in meadows, scrubs in the plain as well as in lower mountain regions. *O. mascula* is rather difficult for cytological studies. In spite of the fact that an ample material from 5 natural habitats from the Tatra Mts, Pieniny Mts, Zawoja has been originally collected, the chromosome number could be established only in plants from Maków Podhalański (foreland of the Carpathians range). The number 2n = 42 confirms the results of previous authors (Hagerup, 1938; Vermeulen, 1949, cited from Tischler 1950).

The chromosomes of the three species studied are rather small, uniform in shape, but with some differences in their size (Figs. 16, 17, 18, 37). The same type of differentiation of the chromosome set occurs also in other species of the Subgenus *Euorchis* as was already emphasized by Heusser (l. c.).

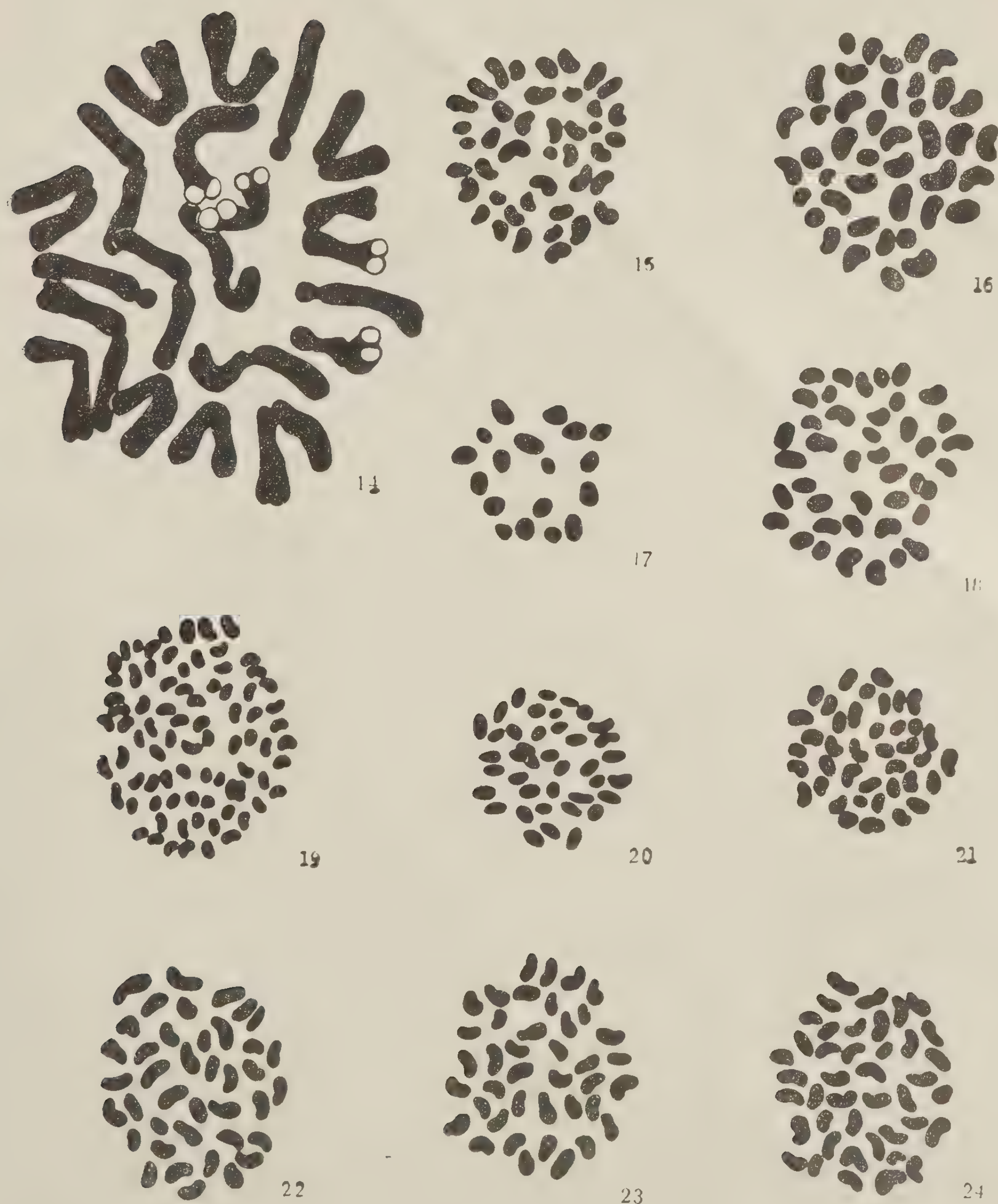


Fig. 14—24. *Orchidaceae:* all Figs, except Fig. 17, represent root tip metaphases; Fig. 17 represents I metaphase in P. M. C.: 14. — *Cypripedium calceolus* (2n = 20). 15. — *Traunsteinera globosa* (2n = 42). 16. — *Orchis militaris* (2n = 42). 17. — *O. morio* (n = 18). 18. — *O. mascula* (2n = 42). 19. — *O. latifolia* (2n = 80). 20. — *O. maculata* (2n = 40). 21. — *Coeloglossum viride* (2n = 42). 22. — *Gymnadenia conopea* (2n = 40). 23. — *G. odoratissima* (2n = 40). 24. — *Leucorchis albida* (2n = 42) (c. 2400 ×).

II. Subgenus *Dactylorchis* Klinge.

Orchis latifolia L. = *Dactylorchis majalis* (Rchb.) Vermln. (2n = 80) is a common species in Poland. The material originated from the following habitats: in the plain: wet meadows in Bieżanów and Dulowa near Kraków; in mountain regions: the Tatra Mts (Way pod Reglami, c. 930 m o.s.l.), the Pieniny Mts (Valley of Harcza, c. 600 m o.s.l.). and in the range of Babia Góra (Markowe Szczawiny, c. 1150 m o.s.l.).

All specimens studied proved to have the somatic chromosome number 2n = 80; the same number has been reported previously by Hagerup (1938) and Vermeulen (1938).

Orchis maculata L. = *Dactylorchis maculata* (L.) Vermln. (2n = 40) occurs in Poland in scrubs and meadows both in the plain and in lower mountain regions. Plants from the following habitats have been studied: Ojców near Kraków (in a jurassic valley), the Tatra Mts (Valley of Biały. c. 950 m o.s.l.; slope of Krokiew c. 950 m o.s.l.) the Pieniny Mts (slope of Sokolica, c. 700 m o.s.l.).

In all specimens studied the chromosome number 2n = 40 has been established. The same number has been reported by Hagerup (1938) in addition to the number 2n = 80 found by him in plants from Denmark. The relatively rare diploid form (2n = 40) determined by him as *O. maculata* var. *Meyeri* occurs only on limestone. It should be mentioned that all specimens studied from Poland originated from calcareous soils.

The chromosomes of the two species studied, belonging to the subgenus *Dactylorchis* are relatively small and rather uniform in size as well as in shape (Figs 19, 20, 38). This uniformity of the chromosomes within the group *Dactylorchis* shows, according to Vermeulen (1947) that the subgenus *Dactylorchis* represents a natural unit within the genus *Orchis*.

Coeloglossum Hartm.

C. viride (L.) Hartm. 2n = 42

C. viride is common in Poland chiefly in mountain regions; the specimens studied were collected from three habitats in the Tatra Mts (Valley of Biały c. 950 m o.s.l.; Valley of Mała Łąka c. 900 m o.s.l.; slope of Kalacka Turnia c. 980 m o.s.l.) and in the Pieniny Mts (way from Krościenko to Trzy Korony c. 600 m o.s.l.). In all plants invariably the number 2n = 40 was found, the same as that given previously by Richardson (1935, cited from Tischler 1950), Heusser (l. c.). Sokolovskaja and Strelkova (1940, cited from Tischler 1950), A. Löve and D. Löve (1944). The chromosomes of *C. viride* are rather small and uniform both in size as in shape (Fig. 21).

Gymnadenia R. Br.

G. conopea (L.) R. Br. 2n = 40

In Poland this species is common in the Sudetic Mts and in the Carpathians in meadows and on rocky slopes; in the plain it is rarer. The specimens studied originated from 5 habitats (Table 7). All plants investigated had 2n = 40. The same chromosome number was previously found for this species by Richardson (l. c.), Heusser (l. c.), Sokolovskaja and Strelkova (l. c.), Leliveld, 1941 (cited from Tischler 1950), Barber, 1942; Afzelius, 1943 (cited from Tischler 1950). Also a type with 2n = 80 has been found by Sokolovskaja and Strelkova (l. c.), and by Heusser (l. c.).

Table 7

List of habitats of *Gymnadenia*

Species	Place of origin
G. conopea: (2n = 40)	Tatra Mts; Łysanki c. 1400 m o. s. l.
	Pieniny Mts;
	Sokolica c. 700 m o. s. l.
	Trzy Korony c. 850 m o. s. l.
	Western Carpathians, range of Babia Góra: two different habitats from the way Zawoja — Babia Góra through Czatoża.
G. odoratissima: (2n = 40)	Tatra Mts:
	Valley of Biały, c. 900 m o. s. l.
	Common Huciska in the Valley Chochołowska, c. 980 m o. s. l.

G. odoratissima (L.) Rich. 2n = 40

This species grows in the limestone part of the Tatra Mts on rocky slopes and in meadows. In the plain it is very rare. The plants for our study were collected in 2 habitats (Table 7). Their chromosome number (2n = 40) is in accordance with that previously given by Heusser (l. c.).

Leucorchis E. Mey.

L. albida (L.) E. Mey. 2n = 42

This species is rather common in mountain meadows in the Sudetic Mts and the Carpathians. Specimens from two habitats: the Tatra Mts (Way Pod Reglami c. 930 m o.s.l.), and the Pieniny Mts (Sokolica c. 700 m o.s.l.) have been studied. Their somatic chromosome number was 2n = 42. The same number has been reported previously by Heusser (l. c.); A. Löve and D. Löve, 1944; A. Löve, 1950; Harmsen, 1943 (cited from A. Löve 1950).

In the genera *Gymnadenia* and *Leucorchis* the chromosomes are rather small; their size and shape is approximately uniform within the plate (Figs. 22, 23, 24). The same type of somatic chromosomes is found in *Dactylorchis.*

Platanthera Rich.

P. bifolia (L.) Rich. 2n = 42

This species occurs in clearings, in scrubs and light woods in the plain as well as in lower mountain regions. The specimens studied were collected in the Pieniny Mts (way from Szczawnica to Sokolica c. 600 m o.s.l.). The chromosome number 2n = 42 found in the Polish material is in accordance with previous results (Afzelius, 1922; Richardson, l. c., Heusser l. c.).

P. chlorantha (Custer) Rchb. 2n = 42

P. chlorantha occurs in Poland in shady woods in the plain and in lower mountain habitats. In the material originating from the Pieniny Mts (way from Krościenko to Trzy Korony) the chromosome number 2n = 42 has been established. The same number was given previously by Afzelius (1922), Richardson (l. c.), Heusser (l. c.), Matisson unpubl., cited from A. Löve and D. Löve, 1942; Hagerup 1947.

The chromosomes of the genus *Platanthera* are rather small with some differences in their shape and size (Figs. 25, 26, 39).

Epipactis Zinn. em. Sw.

E. latifolia (L.) All. 2n = 38

This species occurs in Poland in woods, scrubs and in meadows. It is common in the plain as well as in lower mountain regions. *E. latifolia* represents an interesting example of intraspecific karyological differentiation. According to Weijer (1951) the basic number of this genus x = 10. Not only euploid but also aneuploid numbers are known however. In the material from Poland (one habitat Młynnik near Skała, N. L. c. 50°10′, E. long c. 19°40′), only one karyotype with aneuploid chromosome number 2n = 38 has been found hitherto. The same number was previously given for this species by Barber (1942) and Hagerup (1947). In addition however Hagerup found also in his material originating from Denmark the euploid karyotype n = 20. On the other hand in Netherlands *E. latifolia* (= *E. helleborine* (L.) Cr. Wats and Coult.) is represented by the diploid (n = 10) as well as the tetraploid (n = 20) karyotypes (Weijer 1951). The former is notably rarer than the latter.

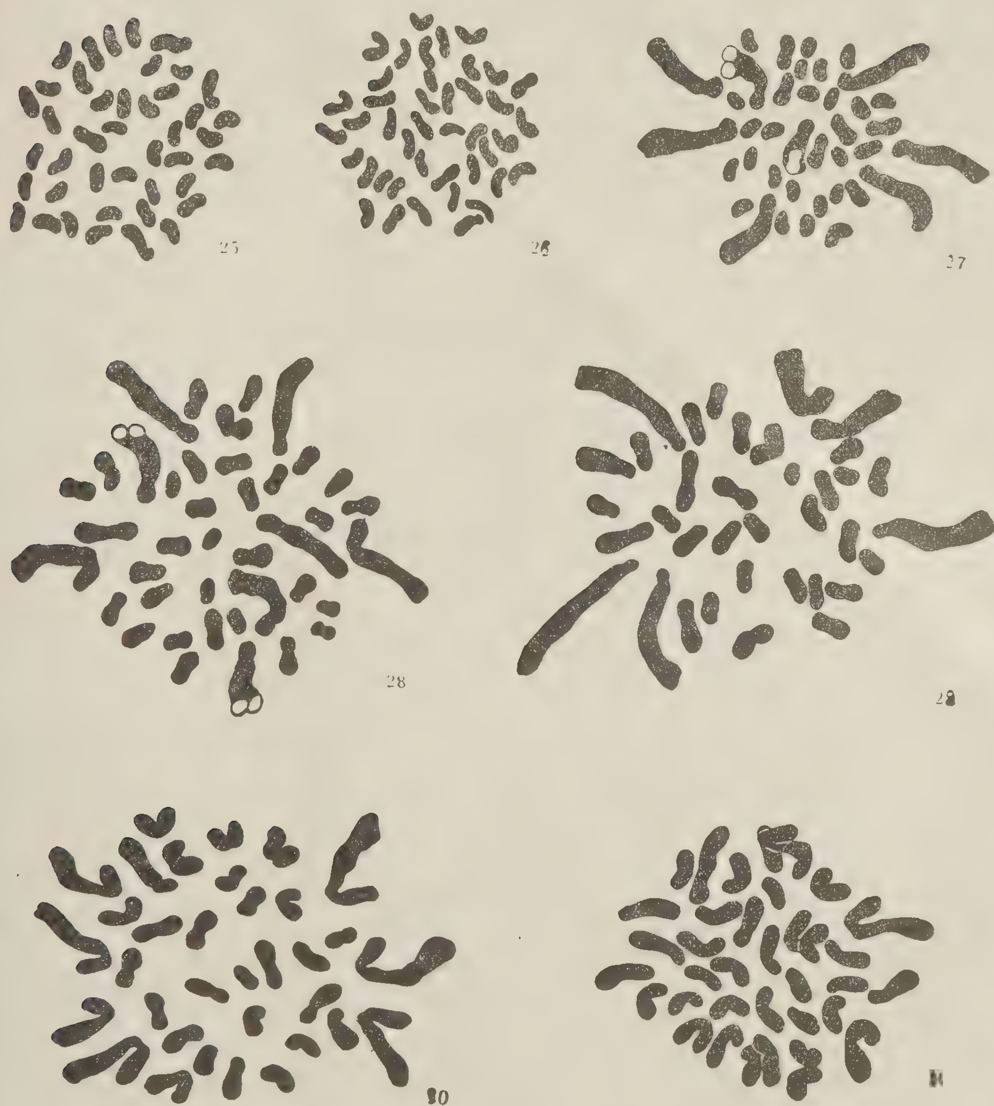


Fig. 25—31. *Orchidaceae* (cont.): 25. — *Platanthera bifolia* (2n = 42). 26. — *P. chlorantha* (2n = 42). 27. — *Epipactis latifolia* (2n = 38). 28. — *E. atropurpurea* (2n = 40). 29. — *Cephalanthera alba* (2n = 36). 30. — *Listera ovata* (2n = 34). 31. — *Neottia nidus avis* (2n = 36) (c. 2100 ×)

It should be added that in the species *E. leptochila* (= *E. latifolia* (L.) All. var. *leptochila* (Godf.) Mansf. — according to Tischler, 1950), Hagerup (1942) has established the number n = 18. It is possible that also in the flora of Poland karyotypes other than 2n = 38 will be found in the course of further studies.

E. atropurpurea Raf. 2n = 40.

In Poland this species is distributed both in the plain and in the mountains where it occurs chiefly in lower altitudes. It grows on stony slopes as well as in scrubs. The material was collected from 5 habitats (Table 8).

Table 8
List of habitats of *Epipactis atropurpurea*

Tatra Mts:
Mała Łąka Valley, c. 1000 m o. s. l.; border of a wood.
Kościeliska Valley, c. 1015 m o. s. l.; in a scrub at the bank of the stream.
Slope of Krokiew, c. 950 m o. s. l.; clearing of a wood.

Pieniny Mts:
Slopes of Sokolica, c. 700 m o. s. l.; in a scrub.

Klucze near Olkusz; in a scrub along the road.

E. atropurpurea seems to be karyologically uniform. Only one karyotype 2n = 40 was found in the material from Poland in accordance with the results of other authors (Hagerup 1944, 1947; A. Löve and D. Löve, 1944).

Cephalanthera Rich.

C. alba (Cr.) Simk. 2n = 36.

This species occurs in leafy woods in the plain and in lower mountain habitats. The plants studied were collected in the jurassic valley Sąspowska near Ojców; they had 2n = 36. The same number n = 18 was established for *C. alba* (= *C. grandiflora* (L.) S. F. Gray) by Barber (1942). On the other hand Hagerup (1947) reported for the species *C. Damasonium* (Mill.) Druce (= *C. alba* /Crantz/ Simk) the chromosome number n = 16.

The genus *Cephalanthera* is related with the preceding genus *Epipactis*. The chromosome morphology of these two genera shows a remarkable similarity. Their chromosome sets are distinctly differentiated into very large chromosomes with subterminal constrictions, chromosomes of medium size and small ones (Figs. 27, 28, 29, 40, 41, 42).

Listera R. Br.

L. ovata (L.) R. Br. 2n = 34.

Studies of this species were based on a large material in view of the fact that different chromosome numbers have been reported previously.

The material originated from 12 habitats in the Tatra Mts and the Pieniny Mts, the Western Carpathians (Babia Góra) and the foreland of the Carpathians Range (Maków Podhalański). The list of habitats is given in Table 9.

Table 9

List of habitats of *Listera ovata.*

Foreland of the Carpathians Range:

Maków Pohalański; moist parts of a wood clearing.

Maków Pohalański; border of a wood.

Western Carpathians:

Babia Góra; mountain meadow on a slope, c. 1150 m o.s.l.

Pieniny Mts:

Sokolica; mountain meadow on a slope, c. 600 m o.s.l.

Way to Trzy Korony from Krościenko; border of a wood, c. 700 m o.s.l.

Valley of Harcza near Czorsztyn; clearing of a wood, c. 550 m o.s.l.

Tatra Mts:

Valley of Biały; border of a wood, c. 900 m o.s.l.

Valley Strążyska; wood in higher part of the valley, c. 950 m o.s.l.

Valley of Mała Łąka; a mixed wood, c. 1000 m o.s.l.

Valley Kościeliska; meadow near Hala Pisana, c. 1015 m o.s.l.

Łysanki; scrub near the peak, c. 1450 m o.s.l.

Slope of Krokiew; clearing of a wood, c. 950 m o.s.l.

All studied specimens proved to be karyologically uniform (2n = 34). In previous investigations dealing with specimens from other countries different chromosome numbers have been reported. These results are summarized below (Table 10).

Table 10

Chromosome numbers of *Listera ovata*

Sweden	2n = 32	Rosenberg 1912 (cited from Richardson 1933)
	2n = 34, 36	A. Löve and D. Löve, 1944
England	2n = 34, 35, 36	Richardson, 1933
Denmark	2n = 38	A. Löve and D. Löve, 1944
	2n = 34, 36	Hagerup, 1947
Belgium	2n = 34, 35, 36, 37, 38	Mac Mahon, 1936
France	2n = 32	Guignard, 1884, 1885 (cited from A. and D. Löve, 1944)
Germany	2n = 32, 34	Müller, 1912
	2n = 34	Hoffmann, 1930
Poland	2n = 34	the present study
Russia	2n = 34, n = 16, 17, 18	Tuschnjakova, 1929

According to the results summarized in Table 10 *Listera ovata* shows a high degree of karyological differentiation; it is represented by 7 different chromosomic types: 2n = 32, 34, 35, 36, 37 and 38; the number 2n = 34 being particularly common. The number n = 16 given by previous authors (Guignard 1884, 1891, Rosenberg 1905, Müller 1912, Tuschnjakova 1929) has not been confirmed in the

course of later investigations and seems to be doubtfull (Tischler 1950, p. 215).

In the genome of plants n = 17 Tuschnjakova (l. c.) found:

3 long bi-armed chromosomes (L)
2 somewhat smaller (M)
12 small chromosomes (S)

Richardson found on the other hand in plants with 2n = 34:

3 pairs of long chromosomes (L)
1 pair of somewhat smaller (M)
13 pairs of small chromosomes (S)
one of which with trabants.

A detailed study of the morphology of chromosomes of *L. ovata* from Poland permitted to establish the same size-classes of chromosomes as have been reported previously by Richardson. It should be added however that in the Polish material the trabants have not been observed (Figs. 30, 43).

Neottia Adans.

N. nidus avis (L.) Rich. 2n = 36.

N. nidus avis is common in shady woods of Poland. The root-tip material is rather difficult for cytological studies in view of the occurrence of an endotrophic mycorrhiza. In spite of the fact that a much larger material from a total of 8 habitats has been collected, the counts were possible only in specimens from two habitats: wood in Tunel in the vicinity of Kraków and the Pieniny Mts (slope of Trzy Korony c. 850 m o. s. l.).

The chromosome number 2n = 36 agrees with the results of Modilewski 1918 and 1936 (cited from Tischler 1950), and of Barber (1942).

The chromosomes are differentiated both in respect of their size and their shape (Figs. 31, 44).

SUMMARY

This paper gives the results of further studies in chromosome numbers of Angiosperms native in Poland. The present investigations deal with Monocotyledons: chromosome numbers of 43 species, belonging to 28 genera have been established. Most of these numbers agree with the results of previous authors; some numbers however, chiefly among the *Gramineae*, are new or unknown hitherto for Central Europe.

The authors express their sincere gratitude to all persons who have kindly contributed plant specimens for the present studies.

Institute of Plant Anatomy and Cytology,
University of Cracow

(Entered: 3.VIII.1956)

REFERENCES

Afzelius K., 1922. Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera*-Arten. Svensk. Bot. Tidskrift 16: 371—382.

Akerberg E., 1942. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. Hereditas 28: 1—125.

D'Amato F., 1956. Revisione citosistematica del genere *Colchicum*. I. Caryologia 7: 292—349.

Avdulov N. P., 1931. Karyo-systematische Untersuchung der Familie *Gramineen*. Leningrad.

Barber H. N., 1942. The pollen-grain division in the *Orchidaceae*. Journ. of Gen. 43: 97—103.

Björkman S. O., 1951. Chromosome studies in *Agrostis* (A preliminary report). Hereditas 37: 465—468.

Björkman S. O., 1954. Chromosome studies in *Agrostis*. II. Hereditas 40: 254—258.

Böcher T. W. and Larsen K., 1950. Chromosome numbers of some arctic and boreal flowering plants. Meddelelser om Grönland 147 (6): 1—32.

Coulon de J., 1923. *Nardus stricta*. Etude physiologique, anatomique et embryologique. Mém. de la Soc. Vaudoise des Sc. Nat. No 6: 245—332.

Francini E., 1931. Ricerche embriologiche e cariologiche sul genre *Cypripedium* s. 1. Nuovo Gior. Bot. Ital. 38: 155—212.

Grun P., 1951. *Poa nervosa*, an extreme in asexual reproduction. Carnegie Inst. of Washington Year Book No. 50: 112—113.

Grun P., 1952. Apomixis and variation in *Poa nervosa*. Carnegie Inst. of Washington Year Book 51: 117—119.

Guinochet M., 1942—1943. Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la Région méditerranéenne occidentale. Rev. de Cytol. et de Cytophysiologie végétales, 209—211.

Hagerup O., 1938. Studies on the significance of polyploidy. II. *Orchis*. Hereditas 24: 258—264.

Hagerup O., 1939. Studies on the significance of polyploidy. III. *Deschampsia* and *Aira*. Hereditas 25: 185—192.

Hagerup O., 1944. Notes on some boreal polyploids. Hereditas 30: 152—160.

Hagerup O., 1947. The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids. Kgl. Dansk. Vidensk. Selshab. Biol. Meddel 20.

Hartung M., 1946. Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyron* and *Elymus*. Amer. Journ. of Bot. 33: 516—531.

Hegi G., 1906. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.

Hoffmann K. M., 1930. Beiträge zur Zytologie der *Orchidaceen*. Planta 10: 523—595.

Levan A., 1931. Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas 25: 374—376.

Levan A., 1932. Cytological studies in *Allium*. II. Hereditas 16: 257—294.

Levan A., 1940. Note on the somatic chromosomes of some *Colchicum* species. Hereditas 26: 317—320.

Löve A., 1950. Some innovations and nomenclatural suggestions in the Icelandic flora. Bot. Not. 1950, 24—60.

Löve A., 1951. Taxonomical evaluation of polyploids. Caryologia 3: 263—284.

Löve A. and Löve D., 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. Bot. Not. 1942, 19—59.

Löve A., and Löve D., 1944. Cyto-taxonomical studies on boreal plants. II. Some notes on the chromosome number of *Juncaceae*. Arkiv für Bot. 31: 1—6.

Löve A. and Löve D., 1944. Cyto-taxonomical studies on Boreal plants III. Some new chromosome numbers of Scandinavian plants. Arkiv för Bot. 31A: 1—22.

Löve A. and Löve D., 1948. Chromosome numbers of northern plant species Reykjavik. —

Mac Mahon B., 1936. Meioses in the pollen mother cells of *Listera ovata*. Cellule 45: 207—262.

Maude P. F., 1939. The Merton Catalogue. A list of the Chromosome Numerals of species of British Flowering Plants. New Phytolog. 38: 1—31.

Michalska A., 1953. Badania cytologiczne nad rodzajem *Luzula*. Acta Soc. Bot. Pol. 22: 169—186.

Michalski T., 1956, Studia cytologiczno-morfologiczne nad *Phleum commutatum* z Tatr. Acta Soc. Bot. Pol. 24: 181—188.

Modilewskij C., 1918. Cytological and embryological studies on *Neottia nidus avis* (L.) Rich. Zap. Kiewsk. Obszcz. Estestwoispytatelej 26: 1—55.

Müller H. A. C., 1912. Kernstudien in Pflanzen I, II. Arch. f. Zellf. 8: 1—51.

Müntzing A., 1935. Cyto-genetic studies on hybrids between two *Phleum* species. Hereditas 20: 103—136.

Nannfeldt J. A., 1935. Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* group. Symb. Bot. Upsalienses, 1, 5.

Nannfeldt J. A., 1940. On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br. Symb. Bot. Upsalienses 4, 4.

Nielsen E. L., 1939. Grass studies III. Additional somatic chromosome complements. Amer. Jour. of Bot. 26: 366—372.

Nygren A., 1946. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis*. Hereditas 32: 133—262.

Nygren A., 1949. Studies on vivipary in the genus *Deschampsia*. Hereditas 25: 27—32.

Nygren A., 1950. Cytological and embryological studies in arctic *Poae*. Symb. Bot. Upsalienses 10, 4.

Östergren G., 1942. Chromosome numbers in *Anthoxanthum*. Hereditas 28: 242—243.

Reese G., 1952. Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefässpflanzen. I. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 64: 241—256.

Richardson M., 1933. Chromosome variations in *Listera ovata* R. Br. Univ. of Calif. Publ. in Bot. 17: 51—60.

Saint-Yves A., 1913. Les *Festuca* de la section *Eu-Festuca* et leur variations dans les Alpes Maritimes. Ann. du Conserv. et du Jard. Bot. de Genève 17: 1—218.

Simonet M., 1932. Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris* Edit. du Bull. Biol. de France et de Belgique, Paris, 255—444.

Skalińska M., 1950. Studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Pol. 20: 45—68.

Skalińska M., 1952. Cyto-ecological studies in *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. Bull. de l'Acad. Polon. des Sciences et des Lettres, 1951, Serie B. 253—283.

Skalińska M., 1954. The origin of *Poa granitica* Braun-Bl. and related viviparous forms occurring endemically in the Tatra Mts. Rapports et communications. VIII-e Congrès Intern. de Botanique. Paris 1954, Section 9, 85—87.

Skalińska M., 1955. *Poa nobilis* n. sp., a new viviparous species of the High Tatra. Acta Soc. Bot. Pol. 24: 749—761.

Stählin A., 1929. Morphologische und zytologische Untersuchungen an *Gramineen*. Wiss. Arch. für Landwirtschaft, Abt. A. 1, 330—398.

Szafer W., 1949. Zarys ogólnej geografii roślin, Uppsala (Czytelnik, Warszawa).

Szafer W., Kulczyński St., Pawłowski B., 1953. Rośliny polskie, Warszawa PWN.

Tischler G., 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. S-Gravenhage, W. Junk.

Vermeulen P., 1938. Chromosomes in Orchids. Chronica Botanica 4: 107—108.

Vermeulen P., 1947. Studies in *Dactylorchis*. Utrecht, Schotanus and Jens.

Wagner de Noronha M., 1949. Subsidio para o estudo citologico do genero *Luzula* D. C. Genetica Iberica, 1, 59—67, Madrid. Summary in Resumptio Genetica 18, p. 110, entry 310.

Weijer J., 1952. The colour-differences in *Epipactis helleborine* (L.) Cr. Wats. and Coult., and the selection of the genetical varieties by environment. Genetica 26: 1—32.

Wulff H. D., 1937. Chromosomenstudien an der schleswigholsteinischen *Angiospermen* Flora. I. Ber. der Deutsch. Botan. Ges. 55: 262—269.

Explanation of Plates I and II

All figures represent microphotos of root-tip metaphases. The microphotos were taken with Leitz Makam combined with the Practiflex camera with the use of oil immersion lenses of Leitz and of Reichert (x 100) and a Leitz periplan eyepiece x 10. Their magnification is given below

Plate I.

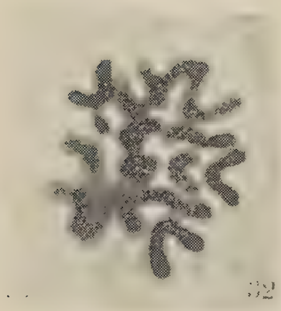
Fig. 32—35. *Gramineae:* 32. — *Agrostis rupestris,* plate with one accessory chromosome (at 10 o'clock). (3000 ×). 33. — *Nardus stricta* (3000 ×). 34. — *Festuca tatrae* (c. 1800 ×). 35. — *Poa granitica,* strain 220 (2n = 71). (3000 ×).

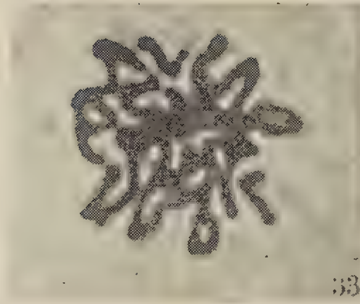
Fig. 36—38. *Orchidaceae* (c. 1500 ×): 36. — *Cypripedium calceolus.* 37. — *Orchis militaris.* 38. — *O. latifolia*

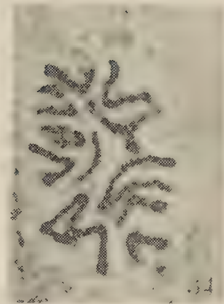
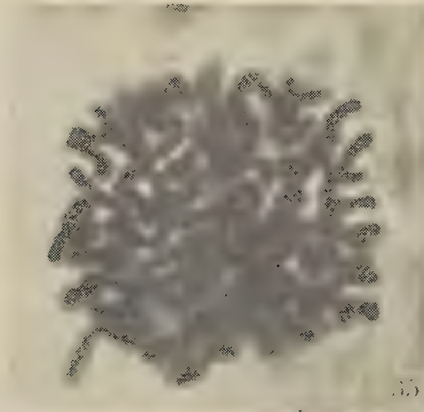
Plate II.

Fig. 39—44. *Orchidaceae* (c. 1500 ×); 39. — *Platanthera bifolia.* 40. — *Epipactis latifolia.* 41. — *E. atropurpurea.* 42. — *Cephalanthera alba.* 43. — *Listera ovata.* 44. — *Neottia nidus avis*

Plate I





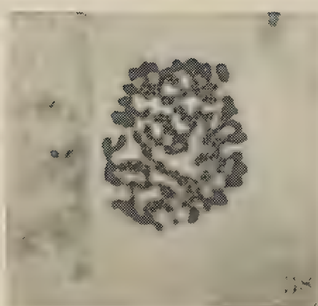
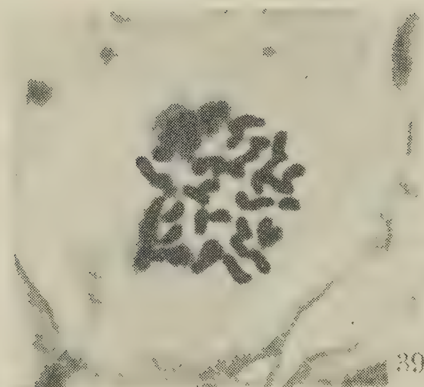
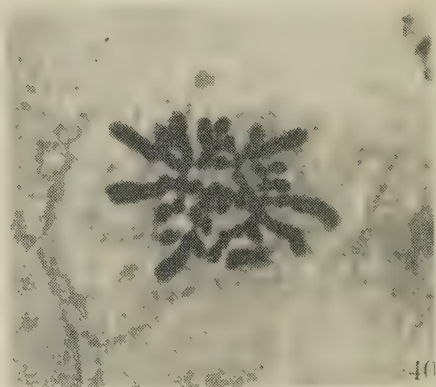
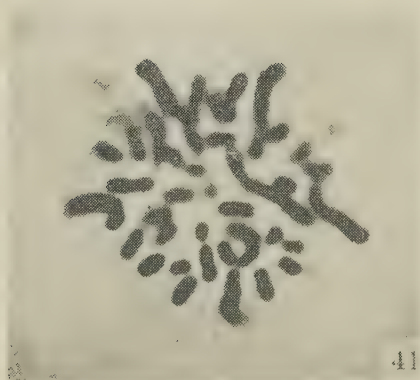
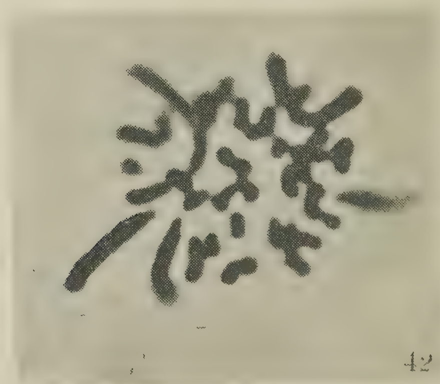



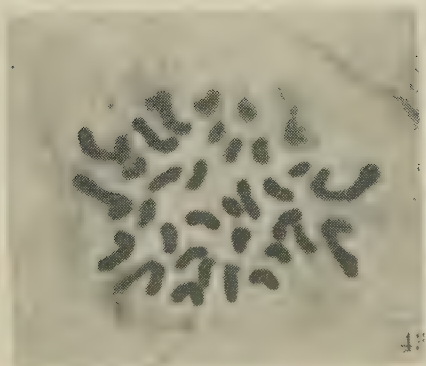
Plate II

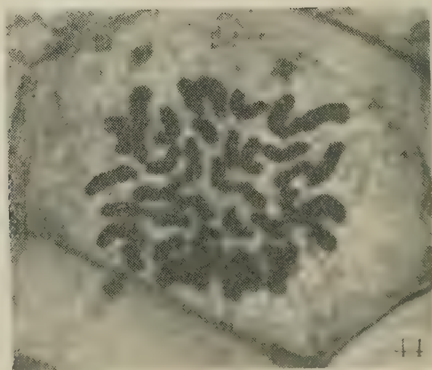












ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Chimären mit periklinal spaltender Oberhaut am Scheitel

(Bemerkungen zur Arbeit von Z. Hejnowicz, 1956

O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych)

CH. THIELKE

Die Untersuchung von weissbunten Pflanzen, deren Panaschüre entwicklungsmechanisch bedingt ist, wird deshalb so reizvoll, weil man hier die Möglichkeit hat, in der Uebereinstimmung von Anatomie und Entwicklungsmechanik zu einer weitgehenden Klärung der Entwicklungsvorgänge zu kommen. Besonders interessant sind dabei solche Objekte, für die sich auf Grund ihres anatomischen Baues eine Entwicklung, d. h. eine Arbeitsweise des Vegetationskegels vorhersagen lässt, die bei der betreffenden taxonomischen Einheit dieser Pflanze ungewöhnlich ist. Bei Gymnospermen wurde lange Zeit ein Vegetationskegel ohne echte Tunica für charakteristisch angesehen. Deswegen war hier auch mit einem Vorkommen von Periklinalchimären nicht zu rechnen. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass bei verschiedenen Gymnospermen eine einschichtige, in einigen Fällen sogar eine zweischichtige Tunica permanent vorhanden ist (Literatur siehe bei Hejnowicz, 1956). Ueber die erste Periklinalchimäre bei Gymnospermen berichtet nun Hejnowicz (1956) in seiner sehr wertvollen Arbeit. *Juniperus sabina variegata* hort. ist demnach eine Periklinalchimäre des status albocinctus entsprechend der Terminologie von v. Wettstein (1937, S. 41). Eine Chimäre mit einschichtiger, farbloser Aussenkomponente ist so wenig auffällig, dass man sie übersehen würde, wenn sie nicht zur Mehrschichtigkeit aufspalten würde. Dieses Aufspalten findet sich bei Angiospermen meist am Rand einer Blattanlage (*Chlorophytum, Hosta, Sambucus, Phalaris* u. a. Thielke 1948 u. 1951). Bei *Juniperus sabina* var. *variegata* finden sich dagegen in über 50% aller Knospen perikline Aufspaltungen in der Oberhaut auf dem Gipfel des Vegetationskegels selber. Diese Tatsache forderte natürlich zu einem Vergleich mit *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* (Thielke 1954) heraus, wo ebenfalls direkt am Scheitel nicht nur einzelne perikline Teilungen auftreten, son-

dern in fast 100% aller Fälle viele Stadien solcher Teilungen zu finden sind, und es stellenweise zu einer Verdoppelung des „Dermatogens“ kommen kann.

Meine Deutung, *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* sei eine Periklinalchimäre mit einer Aussenkomponente, die bereits am Vegetationskegel in der Zahl ihrer Zellschichten nicht beständig ist, d. h. von dem Stadium der Einschichtigkeit in das der Mehrschichtigkeit übergehen kann, ist nun von Hejnowicz (1956, S. 197) angezweifelt worden. Von seinen Erfahrungen an *Juniperus* ausgehend, meint er, dass eine Periklinalchimäre, bei der perikline Aufspaltungen der chlorophylldefekten Aussenkomponente direkt am Scheitel so oft auftreten wie bei der bunten *Tradescantia*, sehr haufig einheitlich weisse Triebe bilden müsse. Tatsächlich sind solche einheitlich blassen Sprosse bisher nicht vorgekommen. Ausserdem müsse nach Hejnowicz die Binnenkomponente durch die ständig fortschreitende Zunahme der Schichtstärke des äusseren Gewebepartners und der sich ständig dazugesellenden periklinalen Teilungen der Zellen dieser Schicht allmählich eliminiert werden.

Dieser Annahme liegt ein Missverständnis zugrunde, das ich im folgenden klarstellen möchte: Die am Vegetationskegel von *Juniperus sabina* gefundenen histologischen Verhältnisse dürfen nicht ohne weiteres auf *Tradescantia fluminensis* übertragen werden. Eine genaue Betrachtung der entwicklungsmechanischen Vorgänge bei den beiden zur Debatte stehenden Formen ergibt nämlich folgende wichtige Unterschiede, die nicht zu vernachlässigen sind.

I. *Juniperus sabina* var. *variegata* hat einen Vegetationskegel, der an seiner Peripherie von einer gut markierten Zellschicht bedeckt ist. Diese nimmt zwar die Stelle einer einschichtigen Tunica ein, hat aber in über 50% der Fälle eine perikline Teilung auf dem Gipfel des Scheitels (Abb. 1a). Die innere Tochterzelle einer solchen Teilung wird an das Corpusgewebe abgegeben. Als Folge eines solchen Nebeneinanders zweier idiotypisch verschiedener Komponenten im Corpus ist nun die Möglichkeit zur Bildung von sektorial zusammengesetzten Blättern und Zweigen gegeben (Abb. 1b). Es ist dadurch der status albocinctus mit dem einer Sektorialchimäre verquickt. Eine echte Tunica im Sinne von Buder (1928) liegt hier sicher nicht vor. Bei einer echten Tunica dürfen Zellteilungen in perikliner Richtung nur im Bereich von Blattanlagen vorkommen und niemals am Scheitel selber. Der bunte *Juniperus* scheint in dieser Hinsicht eine Mittelstellung einzunehmen zwischen solchen Gymnospermen, die eine echte Tunica haben, und solchen, die noch keine besitzen. Eine ähnliche Zwischenstellung finden wir bei *Taxodium* und *Cryptomeria* (Cross 1939, 1941).

Sehr wichtig wird es sein, zu erfahren, ob die normale, nicht variegate Form von *Juniperus sabina* oder ein rein grüner Rückschlagsspross der Periklinalchimäre die gleichen periklinen Teilungen am Scheitel aufweisen. Häufig verhält sich chimärisch zusammengesetztes Gewebe hinsichtlich seiner Teilungstätigkeit anders als homogenes Gewebe. Nach meinen Erfahrungen kommt es recht oft vor, dass idiotypisch differentes Gewebe in isolierter Lage Aufspaltungen in perikliner Richtung durchführt.

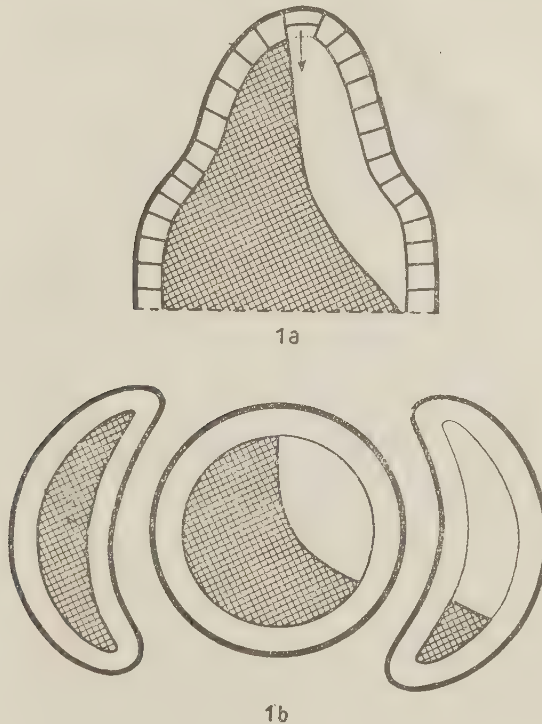


Abb. 1. *Juniperus sabina* var. *variegata* (nach Hejnowicz 1956).
a) Schematischer Längsschnitt durch den Scheitel von *Juniperus*. Entstehung eines weissen Sektors. Chlorophyllführendes Gewebe schraffiert.
b) Schematischer Querschnitt durch die Knospe. Entsprechend den Sektoren im Vegetationskegel ist das linke Blatt grün mit einschichtiger farbloser Oberhaut; das rechte Blatt ist sektorial panaschiert

II. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* hat ebenfalls keine echte Tunica nach der strengen Definition Buders (1928). Die Oberhaut des Vegetationskegels spaltet sehr häufig periklin auf (Abb. 2a). Im Gegensatz zu *Juniperus sabina* verbleiben aber die Teilungsprodukte in Form deutlich zusammenhängender Gewebekuppen innerhalb eines peripheren Mantelgewebes und werden dem Corpus nicht zugeordnet. Dieser Unterschied ist auch sofort bei einer ver-

gleichenden Betrachtung von Hejnowiczs Abb. c-f, Tafel II S. 189 und Thielkes Abb. 13 u. 14 S. 43, 1954 festzustellen. In der Regel geht diese Aufspaltung so vor sich, dass am Orte der zukünftigen Blattanlage meist 2—3 Zellagen von dem Aussenpartner stammen. Sind nur zwei

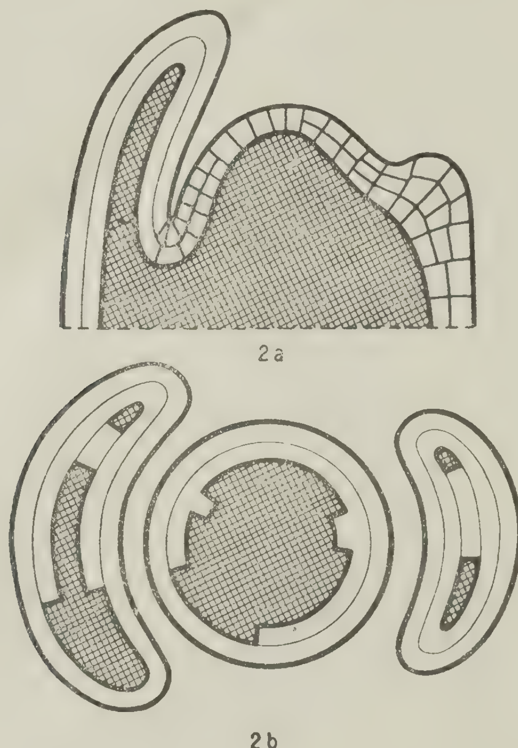


Abb. 2. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* (nach Thielke 1954).
a) Schematischer Längsschnitt durch den Vegetationskegel mit zwei Blattanlagen. Farbloser Mantel links zweischichtig, rechts dreischichtig.
b) Schematischer Querschnitt durch die Knospe. Die Verteilung der idiotypisch verschiedenen Gewebepartner in den Blattanlagen entspricht der Stärke der farblosen Mantelschicht des betreffenden Sektors im Vegetationskegel. Linkes Blatt — Mantel in der Mitte zweischichtig, unten einschichtig (beginnende Vergrünung). Rechtes Blatt — Mantel in der Mitte dreischichtig, oben und unten zweischichtig

Schichten vorhanden, dann tritt auch Corpusgewebe in das junge Blatt ein, das dann an dieser Stelle einen graugrünen Streifen erhält (Abb. 2b). Die beiden von einander unabhängigen Strukturelemente des Vegetationskegels, ein der Tunica funktionell entsprechendes Mantelgewebe und das Corpus, bleiben jedoch immer nebeneinander erhalten. Das Corpus wird nicht — auch nicht teilweise — durch die Aussenkomponente verdrängt. Wegen dieses zwischen Ein- und Mehrschichtigkeit hin und herpendelnden, immer aber peripher bleibenden Mantelgewebes

war die Klassifizierung dieser Chimäre nicht einfach. Eigens für diesen Fall wurde auf Vorschlag von Renner ein neuer Terminus geprägt und die Chimäre als dem status „albocinctotunicatus" angehörig bezeichnet (Thielke 1954, S. 63 u. 64). Damit ist die Annahme von Hejnowicz (1956, S. 197), dass die Aussenkomponente bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* durch die periklinen Teilungen fortlaufend verstärkt werden muss, nicht zutreffend.

Die Entstehung von rein grünen Rückschlagssprossen ist hier wie bei anderen Periklinalchimären durch Entwicklungsabweichungen zu verstehen, wie sie Hejnowicz S. 196 erörtert. Wenn solche Vergrünungen bei *Tradescantia* sehr häufig sind, dann ist auch das begreiflich, weil chlorophyllhaltiges Gewebe einem chlorophylldefekten in seiner Vitalität immer überlegen ist. Das ist schon bei einem Vergleich von albicaten bzw. panaschierten und rein grünen Blättern zu erkennen. Rein weisse Sprosse wären im besten Fall nur in dem Masse zu erwarten, wie sie auch bei anderen Periklinalchimären mit blasser Aussenkomponente auftreten wie etwa bei dem albotunicaten *Pelargonium zonale* var. *Madame Salleron*. Auch hier können sie nur durch Entwicklungsanomalien entstehen. Dass sie bei der panaschierten *Tradescantia* vollständig fehlen, lässt sich dadurch erklären, dass das albicate Gewebe mit Ausnahme der Schliesszellen absolut frei von Chlorophyll ist, wie es nur die fluoreszenzoptische Analyse bestätigen kann. Ein so weitgehender Chlorophyllmangel ist nicht häufig, wie eine kurze Ueberprüfung verschiedener panaschierter Pflanzen ergab (Thielke 1954 S. 57). Durch diesen Defekt ist die Vitalität sicher stark herabgesetzt, und wahrscheinlich ist dabei die Fähigkeit, Achsengewebe zu produzieren, verlorengegangen. Bei *Phalaris arundinacea* var. *picta*, das eine Periklinalchimäre des status albocinctus darstellt, ist ebenfalls weder ein Rückschlag zur farblosen Aussenkomponente noch eine Inversion zum status albocordatus erfolgt (Thielke 1951). Es scheinen auch allgemein Formen mit farblosem Binnengewebe weniger stabil zu sein als solche mit grünem.

Zu den drei Punkten, die Hejnowicz in Bezug auf *Tradescantia fluminensis* anführt (S. 197), lässt sich bemerken:

1. Es besteht (in Uebereinstimmung mit Hejnowicz) tatsächlich am vegetativen Vegetationskegel von *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* in sehr frühen Entwicklungsstadien, nämlich von Anfang an, ein Nebeneinander von farblosen und grünen Gewebekomponenten. Ihre Verteilung entspricht dem status albocinctotunicatus.

2. Dass die Schliesszellen, die gleicher histogenetischer Herkunft sind, wie das albicate Mesophyll, trotzdem Chlorophyll führen, kann nur modifikativ bedingt sein, wie es von vielen anderen Chimären bekannt

ist (T h i e l k e 1954, S. 57 u. 58). Schliesszellen sind entsprechend ihrer Herkunft aus Meristemoiden und auch nach ihrer Lage und Funktion so weitgehend von dem Mesophyll unterschieden, dass ihr Chlorophyllgehalt auch bei idiotypischer Zugehörigkeit zu „chlorophylldefektem" Gewebe nicht verwundern darf. Ob sich bei *Juniperus sabina* var. *variegata* die Chlorophyllfreiheit der Schliesszellen auch fluoreszenzoptisch bestätigen lässt, bleibt wohl noch zu untersuchen. Die Annahme, die Zellen der Aussenkomponente bekämen aus topographischen Gründen idiotypisch andere Eigenschaften, aus „weiss" würde „grün", ist also nicht erforderlich.

3. Die Bildung von einheitlich grünen Trieben ist auch hier nur so zu verstehen, wie es H e j n o w i c z (S. 196 Absatz 2) erörtert. So wie beim *Cytisus Adami* der *Laburnum vulgare* „aus seiner Haut fahren" kann, so kann auch bei *Tradescantia* die Innenkomponente dadurch an die Oberfläche kommen, dass die Zellen der Aussenkomponente auseinandergeschoben oder dass diese aus irgend einem Grunde geschädigt werden. Solche Schädigungen sind bei peripher liegenden Zellen natürlich eher zu erwarten, als bei solchen, die geschützt liegen. Das Auftreten von Rückschlagsästen ist einer der wichtigsten Beweise dafür, dass es sich um Chimären handelt, also um Pflanzen, die aus verschiedenen Gewebepartnern zusammengesetzt sind und sich gegebenenfalls auch wieder entmischen können. Die Annahme, dass die Abkömmlinge von indifferenten Zellen der Aussenkomponente topographisch, d. h. modifikativ im Mesophyll determiniert würden, kann in Bezug auf den Chlorophyllgehalt nicht zutreffen. Denn hier finden sich bei topographisch gleicher Situation einmal farblose und ein andermal grüne Zellen, ein Zeichen dafür, dass im ersten Fall die farblose Aussenkomponente, im zweiten Fall das grüne Corpus das Material geliefert hat. Der Blattrand entspricht — wie es für Periklinalchimären typisch ist — immer dem Aussenpartner. Die Unterschiede zwischen den beiden Partnern passen also in keiner Weise in den Rahmen eines bestimmten räumlichen Musters hinein. Abgesehen von den immer farblosen Blatträndern, verläuft die Streifung der Blattlamina z. B. in ihrer Lage zum Mittelnerven launisch und vollkommen willkürlich (T h i e l k e 1954, Abb. 11, S. 40). Man vergleiche damit auch die Tatsache, dass das Vorhandensein von Chlorophyll in den Thyllen sich allein nach deren Herkunft richtet, denn die topographische Situation (Atemhöhle) ist immer die gleiche (Abb. 12, S. 41).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Nach den Untersuchungen von Hejnowicz (1956) ist *Juniperus sabina* var. *variegata* eine Periklinalchimäre des status albocinctus. Durch perikline Teilungen in der äusseren Zellschicht am Scheitel gelangen Elemente der farblosen Aussenkomponente in das Corpus, das in Folge davon sektorial gegliedert wird. Durch diese besonderen Vorgänge ist hier das Stadium der haplochlamyden Periklinalchimäre mit dem einer Sektorialchimäre verbunden. Es kann deshalb zur Bildung von sektorial zusammengesetzten Blättern und Aesten kommen.

2. Bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* handelt es sich um eine Periklinalchimäre des status albocinctotunicatus. Die periklinen Teilungen in der Oberhaut führen zu einer unterschiedlichen Stärke des Mantelgewebes, das hier die Stelle einer Tunica einnimmt und gegenüber dem Corpus stets unabhängig bestehen bleibt. Entsprechend dem Schema Abb. 2 kann die mittlere Mesophyllschicht eines Blattes innerhalb des immer farblosen Blattrandes sektorial zusammengesetzt sein. Die Sprossachse bleibt im Normalfall stets periklinal zusammengesetzt.

Pflanzenphysiologisches Institut
der Freien Universität Berlin

(Eingegangen 3.X.1956)

LITERATUR

Buder J., 1928, Bau des phanerogamen Sprossvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 46: (20)—(21).

Cross G. L., 1939, The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum,* Bull. Torrey Bot. Club 66: 431—452.

Cross G. L., 1941, Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria japonica,* Amer. Journ. Bot. 28: 573—582.

Hejnowicz Z., 1956, O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych. Acta Soc. Bot. Poloniae 25: 181—202.

Thielke Ch., 1948, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschierter Blätter, Planta (Berl.) 36: 2—33.

Thielke Ch., 1951, Ueber die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Gräsern, Planta (Berl.) 39: 402—430.

Thielke Ch., 1954, Die histologische Struktur des Sprossvegetationskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschierter Formen, Planta (Berl.) 44: 18—74.

Wettstein F. v., 1937. Nachtrag zu C. Correns. Nichtmendelnde Vererbung. Handbuch der Vererbungslehre, Bd. II H, S. 40 ff. Berlin.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
VOL. XXVI — Nr 1
1957

Interpretation und Tatsache in Bezug auf die Entwicklungsmechanik der Variegatio bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*

(Bemerkungen zur Publikation von Ch. Thielke, 1957)

Z. HEJNOWICZ

In der im Jahre 1954 veröffentlichten Arbeit gab Frl. Dr Thielke an, dass bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* die äussere Zellschicht direct auf dem Gipfel des Scheitels sehr häufig periklin aufspaltet. Die Verfasserin illustrierte dies mit Zeichnungen und Photographien (Thielke 1954, Abb. 13, 14) von welchen die ersteren hier reproduziert sind (Abb. 1). Zugleich stellte die Verfasserin die These auf, dass

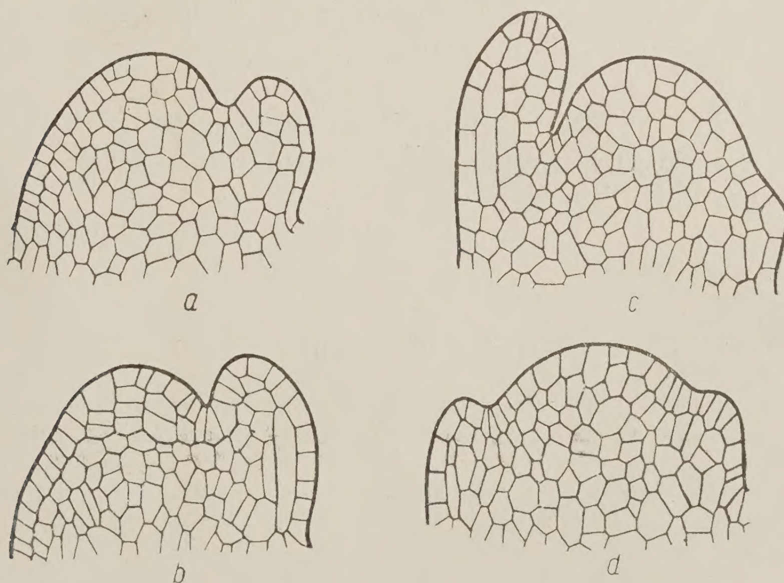


Abb. 1. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata;* a—c Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, Aufspaltungen der Oberhaut in perikliner Richtung, 300 mal; d — Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen mit perikliner Aufspaltung in der Oberhaut, 300 mal. Nach Thielke 1954 (Reproduktion)

die besagte *Tradescantia fl. alb.* eine Periklinalchimäre ist, in welcher jedoch die Aussenkomponente am Vegetationskegel in der Zahl ihrer Zellschichten nicht beständig ist.

Der Verfasser dieser Notiz hat in seiner Publikation (Hejnowicz 1956) die chimärische Natur der *Tradescantia fl. alb.* bezweifelt, unter anderem darauf hinweisend, dass die intensiven Aufspaltungen der Aussenkomponente auf der Scheitelspitze des Vegetationskegels zur Elimination der Binenkomponente führen müssten. Die Tatsache, dass die *Tradescantia fl. alb.* keine einheitlich weissen Triebe bildet, weist auf die Unzutreffenheit der von Frl. Thielke gegebenen Interpretation hin.

In Zusammenhang mit diesen kritischen Bemerkungen gab Frl. Thielke die obige *neue* Interpretation, zu Gunsten welcher als neues Element ein Schema angeführt wird, welches zeigt, dass die periklinen Teilungen in den Zellen der Oberhaut am Vegetationskegel der *Tradescantia fl. alb.* seitlich vom Gipfel, aber nicht gerade auf dem Gipfel auftreten (Thielke 1957, Abb. 2). Dieses Schema passt recht gut zur These, dass *Tradescantia fl. alb.* eine Periklinalchimäre ist, in welcher die Binnenkomponente dem Verdrängen vom Scheitel aus nicht unterliegt, was jedoch mit der damals (Thielke 1954) gegebenen Beschreibung der Struktur des Vegetationskegels bei dieser Pflanze im Widerspruch steht.

Zur endgültigen Klärung dieses interessanten Falles der Variegatio bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* sind also neue Untersuchungen unentbehrlich.

(Eingegangen 15.X.1956)

LITERATUR

Hejnowicz Z., 1956, O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych. Acta Soc. Bot. Poloniae 25: 181.

Thielke Ch., 1954, Die histologische Struktur des Sprossvegetationskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschierter Formen, Planta (Berl.) 44: 18.

Thielke Ch., 1957, Chimären mit periklinal spaltender Oberhaut am Scheitel, Acta Soc. Bot. Poloniae 26.

Cena zł 35.–